

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
RAPHAËL PROULX

MÉCANISMES IMPLIQUÉS DANS L'EXPRESSION DU POLYMORPHISME
TROPHIQUE CHEZ L'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*).

DÉCEMBRE 2001

2093

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

Pour établir la valeur adaptative d'un polymorphisme trophique on doit démontrer qu'un phénotype donné a un fitness plus élevé dans sa propre niche. L'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, retrouvé dans les lacs du bouclier laurentien affiche un polymorphisme trophique où certains individus sont mieux adaptés pour s'alimenter dans la zone littorale et d'autres sont mieux adaptés pour s'alimenter dans la zone pélagique. Le premier objectif de notre étude a été de déterminer les composantes génétique et environnementale (ainsi que leur interaction) du polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine. Le deuxième objectif a été de déterminer la valeur adaptative des différences morphologiques observées, en comparant les performances alimentaires entre les deux formes lorsque la capture des proies se fait dans la colonne d'eau (environnement pélagique) et sur le substrat (environnement benthique). Des expériences croisées se sont déroulées en laboratoire pendant 16 mois où des individus des deux formes ont été nourris artificiellement dans des environnements littoraux (proies capturées sur le fond) et pélagiques (proies capturées dans la colonne d'eau). Les différences morphologiques entre les formes sont apparues tôt dans le développement et se sont maintenues tout au long des expériences. Les individus littoraux possédaient des nageoires pectorales et dorsale plus longues, une tête plus courte, un mandibule plus court, et un corps plus large que les individus pélagiques. Nos résultats ont révélé la présence de composantes génétique et environnementale dans le polymorphisme de l'omble de fontaine, qui ensemble expliquent 16% de la variation dans la morphologie (ACP sur les variables morphologiques). Enfin, nos résultats illustrent que l'efficacité alimentaire (ration journalière ajustée pour la longueur, $\text{g} \cdot \text{g} \text{ poids frais}^{-1}$) d'une forme donnée est significativement plus élevée dans l'environnement pour lequel elle est le mieux adaptée (littoral ou pélagique). Cette étude

augmente la compréhension des mécanismes impliqués dans l'expression du polymorphisme trophique chez les poissons.

AVANT-PROPOS

Conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs, il est maintenant possible de présenter les résultats obtenus dans le cadre du programme de 2e cycle en Sciences de l'environnement sous forme d'un article scientifique plutôt que sous forme de mémoire traditionnel.

Il a été convenu avec mon directeur de recherche, le professeur Pierre Magnan, qu'un article issu de mon projet serait soumis à un périodique scientifique, le Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques. Le présent mémoire contient un article (chapitre principal) et un résumé rédigé en français. On retrouve à l'annexe A une définition des principaux termes utilisés dans l'article. Ce mémoire comprend également la problématique générale du projet de recherche ainsi que la rétrospective de la littérature à jour, préalablement présentée dans le cadre du séminaire I (ECL-6005).

REMERCIEMENTS

Introduction

L'accomplissement d'un travail de recherche rigoureux demande à s'investir à tous les points de vue. La concrétisation d'un document écrit, qui matérialise entre ses virgules, les nuits troublées et les nuits-filet, chaque échec et chaque réussite, est en quelque sorte le résumé d'une belle histoire dans ma vie. Cette histoire m'aura permis un premier contact avec une foule de sujets passionnants, mais surtout elle m'aura fait découvrir entre ses lignes des personnes exceptionnelles. Mon objectif sera donc de remercier chaleureusement les personnes qui ont participé, de près où de loin, à faire de cette maîtrise une randonnée au soleil.

Matériel biologique

Les personnes impliquées ont été rencontrées en majorité à l'Université du Québec à Trois-Rivières (Québec, Canada). Un échantillon aléatoire d'une personne à été réalisé bien avant le début du projet. Le professeur Pierre Magnan m'a alors rapidement communiqué sa passion pour la recherche. Outre ses conseils judicieux exposant les avantages d'une rigueur scientifique implacable, il m'a également fait découvrir la beauté des forêts et des lacs du bouclier laurentien en automne. On dit parfois que la chance ne vient jamais seule, ce jour là, elle s'était assise au même endroit que mon directeur de recherche, P.Magnan. Merci à tous les deux.

Les travaux sur le terrain ont été effectués avec l'aide d'une équipe formidable. Les Mélanie Caron, Martin-Hugues St-Laurent, Guillaume Lapierre, Philippe Brodeur, Isabelle St-Onge, François Guillemette et Isabel Bernier de ce monde, comptent aujourd'hui parmi mes

amis les plus appréciés. Un gros merci à Julie Adams, Claudia Cossette et Pierre East pour leur aide dans l'élevage d'omble de fontaine. Merci également à mes parents et à ma copine pour leur expertise dans l'élevage d'un jeune homme de 25 ans. Les analyses ont été complétées dans la neige (-15°C) avec M. Marco Rodriguez ou près d'un café (+80°C) avec Mme. Hélène Glémet. Je leur dois également des remerciements spéciaux pour avoir lu et évalué le présent document en entier.

Résultat et conclusion

Les résultats se trouvent entre la première et la dernière page de cette belle histoire. Les détails financiers du projet ont été résolus grâce à la participation généreuse du programme Intervention spéciale de l'Université du Québec à Trois-Rivières et du Conseil de recherche en science naturelle et en génie du Canada (CRSNG). Il n'y a pas de hasard là où il existe autant de personnes déterminées (voir paragraphes précédents). Merci !

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	II
AVANT-PROPOS	IV
REMERCIEMENTS.....	V
TABLE DES MATIÈRES	VII
LISTE DES TABLEAUX	X
LISTE DES FIGURES	XII
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
PROBLÉMATIQUE	1
RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE	3
L'environnement.....	3
L'environnement spatial et temporel	3
La ressource alimentaire	4
La compétition	5
Les contraintes écologiques et le rôle du sexe.....	6
Les phénotypes	7
La morphologie.....	7
La physiologie	8
Le comportement	9
Les caractéristiques du cycle vital	10

Les mécanismes évolutifs	11
L'hérédité	11
La plasticité phénotypique	11
L'interaction entre l'environnement et les génotypes	12
L'évolution	13
Conclusion	14
CHAPITRE PRINCIPAL	16
RÉSUMÉ	17
MATÉRIEL ET MÉTHODES	21
Montage expérimental	21
Poissons et conditions expérimentales	24
Variables étudiées	28
Morphologie	28
Croissance	29
Ration journalière théorique	31
RÉSULTATS	34
Morphologie	34
Croissance	41
Ration journalière théorique	54
DISCUSSION	60
Morphologie	60
Croissance	63
Ration journalière théorique	66

CONCLUSION	70
REMERCIEMENTS	72
RÉFÉRENCES	72
RÉFÉRENCES NON CITÉES DANS LE CHAPITRE PRINCIPAL	80
ANNEXE A : PRINCIPALES DÉFINITIONS.....	85

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Paramètres physiques et biologiques relatifs à l'alimentation dans la colonne d'eau pour l'environnement pélagique et l'alimentation sur le fond pour l'environnement littoral avec différentes moulées commerciales Corey (Ralston, Purina).....	25
Tableau 2. Coordonnées canoniques moyennes standardisées (\pm erreur type) produites par l'analyse de fonction discriminante (AFD) sur la morphologie centrée et ajustée pour le sexe et la longueur. Le lambda de Wilks et la probabilité associée proviennent du résultat de l'AFD pour chaque expérience. Le tableau présente les R_{aj} moyennes (\pm erreur type) pour chaque forme, rapportées sur 100 jours. Les comparaisons ont été effectuées à 4 mois (début des expériences) entre les formes et pour chaque expérience séparément. ...	35
Tableau 3. Analyse multivariée de covariance (MANCOVA) réalisée sur la morphologie des mâles et des femelles à 16 mois. Les valeurs sont les coefficients canoniques standardisés pour l'interaction longueur x sexe. Les échantillons étaient de 440 femelles et 360 mâles pour les trois expériences combinées.	40
Tableau 4. Comparaison des poids moyens (g) et longueurs moyennes (mm) (écarts-types entre parenthèses) entre les formes pélagique et littorale dans les trois expériences et pour chaque intervalle de temps.....	42
Tableau 5. Morphologies moyennes pondérées (MMP) des individus non transféré sur les deux premiers facteurs de l'ACP. Données centrées et ajustées pour le sexe et la longueur à 8, 12 et 16 mois. ANOVA réalisée sur chaque facteur afin de tester l'effet de la forme, de l'environnement et l'interaction dans chaque expérience. Les écarts-types entre parenthèses se rapportent aux coordonnées canoniques de l'ACP et non aux MMP.	45

Tableau 6. Morphologies moyennes pondérées (MMP) des individus transférés sur les deux premiers facteurs de l'ACP. Données centrées et ajustées pour le sexe et la longueur à 16 mois. ANOVA réalisée sur chaque facteur afin de tester l'effet de la forme, de l'environnement et l'interaction dans chaque expérience. Les écarts-types entre parenthèses se rapportent aux coordonnées canoniques de l'ACP et non aux MMP.....	53
Tableau 7. La R_{th} et la R_{aj} des individus non transférés à 16 mois (fin des expériences). Comparaison réalisée entre les formes et entre les environnements et pour chaque expérience séparément. Les valeurs sont des moyennes <i>per capita</i> (\pm erreur type) rapportées sur une période de 100 jours.	55
Tableau 8. La R_{th} et la R_{aj} des individus transférés à 12 mois. Comparaison réalisée entre les formes et entre les environnements à 16 mois et pour chaque expérience séparément. Les valeurs sont des moyennes <i>per capita</i> (\pm erreur type) rapportées sur une période de 100 jours.	59

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Représentation schématique du montage expérimental. a) Vue en élévation des bassins pélagiques et littoraux avec double fond grillagé et de polyéthylène respectivement. b) Vue en plan avec représentation du séparateur grillagé (4 mm de diamètre) situé au dessus des double fonds dans les deux environnements.22
- Figure 2. À gauche, distribution lissée (tension = 0.5) des fréquences des coordonnées canoniques de l'analyse de fonction discriminante réalisée sur la morphologie ajustée à 4 mois (début des expériences). À droite, la ration journalière ajustée ($R_{aj} \cdot g \cdot j^{-1}$) entre les formes à 4 mois. Les pentes correspondent au taux de conversion alimentaire. Chaque expérience est comparée séparément. Voir le tableau 4 pour la taille des échantillons. L : individus littoraux; P : individus pélagiques.36
- Figure 3. Classification canonique des variables de l'analyse de fonction discriminante réalisée sur les résidus des relations entre la longueur et un critère morphologique. Les coefficients canoniques sont standardisés pour la morphologie des jeunes issus des accouplements à 4 mois. MANDIB : longueur du mandibule; PECTO : longueur de la nageoire pectorale; DORSALE : longueur de la nageoire dorsale; LCORPS : largeur du corps; LTETE : longueur de la tête; HCORPS : hauteur du corps; BOUCHE : largeur de la bouche; HTETE : hauteur de la tête; PED : hauteur du pédoncule caudal et MUSEAU : longueur du museau. Les caractères en gras correspondent aux critères qui ont bien discriminé les formes dans un minimum de deux expériences.38
- Figure 4. Croissance pour la période comprise entre l'éclosion (0 mois) et la fin des expériences (16 mois). ANCOVA entre les formes (A) et les environnements (B) littoral (----) et pélagique (—) pour les trois expériences combinées. Les données représentent

les moyennes pour chaque période d'échantillonnage. L'environnement a été attribué aléatoirement pour les périodes de 0 et 4 mois.....43

Figure 5. Dispersions et centroïdes (tension = 0.5) des coordonnées canoniques sur les deux premiers facteurs de l'ACP. Données centrées et ajustées pour le sexe et la longueur. Effet simple de la forme (à gauche) et de l'environnement (à droite). L'analyse combine la morphologie à 8, 12 et 16 mois dans chaque expérience séparément. Distributions lissées (kernel) des fréquences sur chaque facteur pour les individus pélagiques (----) et les individus littoraux (—). Les effectifs étaient de 100 individus par traitement (forme x environnement), par expérience. Les cercles foncés représentent les individus de forme (à gauche) et d'environnement (à droite) littoral. Les carrés clairs représentent les individus de forme et d'environnement pélagique.47

Figure 6. Coefficients canoniques des ACP réalisées sur les résidus des relations entre la longueur et un critère morphologique. Coefficients standardisés pour la morphologie des individus non transférés (à gauche) et transférés (à droite). Les ellipses identifient les critères morphologiques qui ont discriminé les formes dans au moins deux expériences à 4 mois. Les ellipses pour les critères MANDIB, LTETE et LCORPS n'apparaissent pas sur les figures de droite afin d'éviter les chevauchements. Se référer la figure 2 pour la description des codes.49

Figure 7. Moyennes centrées et ajustées (\pm erreur-type) des coordonnées canoniques pour la morphologie sur le facteur 2 des ACP, pour chaque expérience et chaque intervalle de temps (mois). Effet de la forme (à gauche) et de l'environnement (à droite). Les échantillons pour chaque traitement (forme x environnement) étaient de 30, 30 et 40 individus à 8, 12 et 16 mois respectivement. Les cercles foncés représentent les individus

de forme (à gauche) et d'environnement (à droite) littoral. Les carrés clairs représentent les individus de forme et d'environnement pélagique.51

Figure 8. Ration journalière ajustée ($R_{aj}; g \cdot j^{-1}$) des individus non transférés à 16 mois pour chaque expérience séparément. À gauche, l'effet de la forme (génotype) et à droite l'effet de l'environnement (phénotype). Les pentes correspondent au taux de conversion alimentaire. Les échantillons étaient de 40 individus par traitement (forme x environnement), par expérience. Les cercles foncés représentent les individus de forme (à gauche) et d'environnement (à droite) littoral. Les carrés clairs représentent les individus de forme et d'environnement pélagique.57

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

Des rétrospectives de la littérature récente indiquent que le polymorphisme trophique (angl. trophic polymorphism) serait beaucoup plus fréquent que l'on croyait chez les vertébrés (Wimberger 1992; Robinson et Wilson 1994; Skulason et Smith 1995). Une telle diversification trophique au sein d'une même population serait peut-être même la norme chez les populations de poissons retrouvées dans les lacs oligotrophes de l'Hémisphère Nord (Robinson and Wilson 1994; Schluter et McPhail 1992; Bourke et al. 1997). Il existe cependant des controverses lorsqu'on s'interroge sur la valeur adaptative des différences trophiques observées dans une population (Gotthard et Nylin 1995). Plusieurs auteurs soutiennent que les variations phénotypiques sont le plus souvent adaptatives chez les poissons (e.g. Robinson et Wilson 1996; Schluter 1996). D'autres croient au contraire que ces variations interindividuelles seraient temporaires chez les genres fortement plastiques (Noakes 1989, Thorpe et Cho 1995, Hutchings 1996). Aussi, les effets aléatoires de pléiotropie, de flux génique et de migration génique expliqueraient peut-être mieux les variations observées que les mécanismes d'adaptation locale (Rice et Hostert 1993).

Afin d'établir la valeur adaptative d'une variation phénotypique, on doit démontrer qu'un phénotype spécialisé retire un plus grand bénéfice et est mieux adapté à l'utilisation d'une ressource dans sa propre niche (Ehlinger et Wilson 1988; Stearns 1989; Wainwright et Richard 1995; Day et McPhail 1996). La littérature récente sur le polymorphisme trophique rapporte qu'il faut étudier plus en détails les mécanismes écologiques responsables des variations phénotypiques détectées en nature (Schluter 1994; Norton et al. 1995; Robinson et Wilson 1996; Bernatchez et al. 1999). Schluter (1996) souligne notamment que la forme et

l'intensité de la sélection menant au polymorphisme trophique dans les systèmes naturels ont rarement été évaluées entre les différents environnements.

Robinson et Wilson (1996) ont démontré que l'approche comparative avec expériences contrôlées permettait de : 1) mesurer les différences génétiques entre deux écotypes sympatriques si le fitness et l'effet compensatoire sur la croissance peuvent être mesurés pour chaque traitement, 2) mesurer la composante de plasticité phénotypique et 3) identifier une interaction entre la composante génétique et la composante environnementale. L'approche comparative croisée (angl. : common garden experiment) avec réplicats semble prometteuse pour évaluer la valeur adaptative d'un polymorphisme en milieu aquatique (Wimberger 1991; Gotthard et Nylin 1995; Norton et al. 1995; Day et McPhail 1996).

L'apparition de nouvelles espèces par spéciation sympatrique serait répandue dans les lacs de faible productivité (Schluter et McPhail 1992). On y retrouverait généralement autant d'écotypes que de niches alimentaires (Malmquist et al. 1992; Skúlason et al. 1993; Robinson et Wilson 1994). Le polymorphisme trophique en lac impliquerait le plus souvent la présence d'individus benthiques et d'individus pélagiques (Ehlinger et Wilson 1988; Malmquist et al. 1992; Robinson et Wilson 1994; Bourke et al. 1999). Des études récentes sur la morphologie (Bourke et al. 1997; Dynes et al. 1999), la distribution spatiale (Bourke et al. 1997; Venne et Magnan 1995), la génétique (Dynes et al. 1999) et l'isolement reproducteur (Magnan et al. en prép.) supportent l'existence d'un polymorphisme trophique pélagique-littoral chez l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), dans les lacs du bouclier laurentien, Québec (Canada).

L'objectif de cette étude est de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le maintien du polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine à l'aide d'une approche comparative croisée. Les travaux aideront dans la planification d'aménagements fauniques qui

pourront tenir compte d'une dynamique impliquant plusieurs écotypes au sein d'une même population. L'élevage de lignées indigènes pélagiques, susceptibles d'augmenter le rendement des ombles ensemencés grâce à un relâchement de la compétition inter- et intra-spécifique, est un autre secteur qui pourrait également profiter des données tirées de cette étude en laboratoire.

Rétrospective de la littérature

L'environnement

L'environnement spatial et temporel

Les variations intra-spécifiques sont l'essence même de l'évolution et se retrouvent tant au niveau phénotypique que géotypique (Stearns 1989). L'environnement aquatique en lac est souvent hétérogène et peut maintenir des variations dans la structure spatiale des habitats (Van Valen 1965; Ehlinger et Wilson 1988; Meyer 1989; Malmquist et al. 1992; Ruzzante et al. 1998). Plusieurs études soutiennent que des fluctuations de l'environnement physique peuvent influencer l'écologie et la morphologie des poissons d'une même population (Greenwood 1965; Meyer 1987; Ehlinger et Wilson 1988; Winemiller 1991; Nicieza 1995; Dynes et al 1999). La variabilité spatiale de l'environnement est susceptible d'affecter l'alimentation chez les ombles en développement (Balon 1986) et à l'âge adulte (Lacasse et Magnan 1992; Magnan et al. 1994).

Les changements de l'environnement physique (i.e. dynamique temporelle) peuvent aussi se répercuter sur l'utilisation d'une niche écologique (Ehlinger 1990; Meyer 1990). La stratification thermique saisonnière des lacs est un exemple de contrainte temporelle pouvant influencer l'utilisation d'une niche alimentaire (Crowder 1986; Andrew et al. 1992). Au printemps, un réchauffement retardé de la zone pélagique, en comparaison à la zone littorale

d'un lac, peut avoir des implications importantes sur les taux de consommation de zooplancton chez les jeunes poissons (Mehner 2000). L'impact des fluctuations temporelles de l'environnement physique sur le polymorphisme est cependant peu étudié et souvent négligé (Ringler 1983; Malmquist et al. 1992). La stabilité temporelle et spatiale d'un environnement serait pourtant à considérer dans l'établissement d'un polymorphisme trophique (Meyer 1990; Robinson et Wilson 1994). Chez les espèces du genre *Salvelinus*, l'expression épistasique de différents phénotypes au sein d'une même population pourrait dans certains cas être contrôlée par les changements de l'environnement physique (Balon 1989; Skulason et al 1993).

La ressource alimentaire

La nourriture disponible à chaque individu intra-spécifique est fonction de la disponibilité de celle-ci, de la compétition, de la prédation et de l'expérience des individus (Dill 1983). Il est par ailleurs connu que l'alimentation des poissons peut fluctuer dans le temps et selon le stade du développement entre les individus (Norton et al. 1995). Cette variabilité intra-spécifique dans l'utilisation de la ressource serait particulièrement importante chez les espèces du genre *Salvelinus* (Noakes 1989). Dans le chapitre de Ringler (1991) portant sur la variabilité intra-spécifique de l'alimentation chez les poissons, on compte pas moins de 12 cas sur les 19 cités qui réfèrent à des salmonidés d'eau douce.

De nombreuses études ont également réussi à établir un lien entre le régime alimentaire et la morphologie des poissons d'une même population (Werner 1977; Magnan 1988; Wainwright et Richard 1995; Dynes et al. 1999). Le type (qualité) et la taille (quantité) des proies pourraient en partie expliquer les variations phénotypiques observées entre les individus, tant du point de vue de la morphologie que du comportement (Wimberger 1991; Lacasse et Magnan 1992; Schluter 1994; Gotthard et Nylin 1995; Linner et Brännäs 1994). À

ce sujet, Krottschal (1988) a mis l'accent sur les bénéfices énergétiques significatifs attribuables à une spécialisation pour la consommation de proies mobiles chez les Blenniidae apomorphes (i.e. morphologie buccale permettant d'effectuer des attaques spécifiques sur un type de proie) et de proies sessiles chez les plésiomorphes (i.e. morphologie buccale permettant une succion passive sur différentes proies).

La compétition

La diversification d'une niche alimentaire peut s'opérer soit par compression environnementale (i.e. réduction physique de l'aire d'alimentation) ou par l'expansion de la ressource, soit par une augmentation des interactions biotiques et abiotiques (Winemiller 1991). On considère de plus en plus la compétition comme étant une force importante dans le fonctionnement et la structure des communautés de poissons (Robinson et Wilson 1996; Schluter 1996). La compétition interspécifique pour la ressource alimentaire est dans certains cas la force écologique qui expliquerait le mieux certaines variations dans la structure des populations de poissons en lac (Magnan et Fitzgerald 1984; Crowder 1986; Magnan 1988; Wimberger 1992). La compétition interspécifique pour la ressource serait également à la base du déplacement de niche alimentaire observé chez plusieurs espèces de poissons (Magnan et Fitzgerald 1984; Crowder 1986; Magnan 1988; Osenberg et al. 1992, Hérault 1998). La compétition pourrait par conséquent être une force tout aussi importante à considérer du point de vue intra-spécifique (Meyer 1989; Schluter et McPhail 1992; Robinson et Wilson 1994). Il serait d'ailleurs plausible qu'une diversification trophique puisse apparaître afin de promouvoir un relâchement de la compétition intra-spécifique pour une ressource alimentaire (Skúlason et Smith 1995; Venne et Magnan 1995).

Les contraintes écologiques et le rôle du sexe

Les goulots d'étranglement écologique (angl. ecological bottleneck) sont des circonstances au cours desquelles la sélection naturelle est grandement augmentée et la survie de chaque individu est étroitement reliée à la valeur adaptative de son phénotype (Schoener 1971; Wainwright et Richard 1995). Les goulots d'étranglement seraient impliqués tôt dans la chaîne causale d'expression phénotypique (e.g. Price et Schluter 1991) et contrôleraient l'établissement de nouvelles adaptations chez les poissons (Meyer 1989; Meyer 1990; Skulason et Smith 1995; Holopainen et al. 1997; Ruzzante et al. 1998). Le principe de la chaîne causale d'expression phénotypique sous-entend une série de corrélations : 1) la morphologie d'un individu est fortement corrélée à son comportement; et 2) le comportement est également étroitement corrélé aux caractéristiques du cycle vital d'un individu. On prédit une augmentation des variations phénotypiques attribuables à l'environnement à chaque étape de la série causale, ce qui diminuerait l'héritabilité des caractères phénotypiques (Price et Schluter 1991; Wimberger 1992; Skulason et Smith 1995; Norton et al 1995; Wainwright 1996). Les variations morphologiques et physiologiques, à la base de cette chaîne, seraient par conséquent les plus facilement héritées et détectées en milieu naturel.

Selon Ehlinger (1990), le rôle écologique du sexe à l'intérieur d'un polymorphisme trophique est encore trop peu étudié et pourrait se révéler important dans plusieurs cas. Dans un article récent, Magurran et Garcia (2000) mettent en lumière l'importance d'un polymorphisme sexuel sur les comportements reliés à la reproduction. Chez les salmonidés, les mâles seraient entre autre plus agressifs, plus mobiles lors de l'alimentation et plus vulnérables à la prédation que les femelles (Magurran et Garcia 2000). Il apparaît enfin que le meilleur moyen pour élucider comment une population se différencie afin d'exploiter des ressources et finalement s'isoler serait d'intégrer les résultats de recherches sur l'écologie, le

comportement, la physiologie et la morphologie d'écotypes sympatriques (Ringler 1982; McLaughlin et al. 1994; Norton et al. 1995; Holopainen et al. 1997; Bernatchez et al. 1999).

Les phénotypes

La morphologie

Chez les poissons, la ressource alimentaire qui peut être réellement consommée est souvent différente de celle disponible (Wainwright et Richard 1995). L'ouverture maximale de la bouche lors de la capture d'une proie est généralement reliée à la largeur de celle-ci et limitée par la taille du poisson (Wankowski 1979; Tabachek 1988). Le rapport énergétique optimal entre la taille de la proie et l'ouverture de la bouche est également susceptible de varier en fonction de la taille du poisson (Wankowski 1979; Tabachek 1988). L'écomorphologie est la discipline qui examine les relations entre la morphologie et l'écologie des individus. Plusieurs études réalisées sur différentes populations et espèces de poissons ont pu établir un lien entre la forme et la fonction de critères morphologiques (Gatz 1979; Webb 1984; Norton 1991; Winemiller 1991; Wainwright et Richard 1995; Wainwright 1996). D'autres études se sont davantage intéressées à la biomécanique, au mouvement et à la valeur fonctionnelle des structures morphologiques (Norton 1991; Richard et Wainwright 1995; Schaeffer et Lauder 1996). La valeur adaptative d'une spécialisation morphologique et la biomécanique demande cependant à être plus amplement étudiée au niveau intra-spécifique.

La composante de plasticité morphologique d'un polymorphisme trophique a seulement été déterminée sur des populations d'épinoche à trois épines, *Gasterosteus aculeatus*, (Day et McPhail 1996) et de crapet soleil, *Lepomis gibbosus*, (Robinson et Wilson 1996). Cette composante n'a encore jamais été évaluée dans un polymorphisme trophique chez les salmonidés. Thorpe et Cho (1995) rapportent pourtant que la plasticité morphologique

pourrait être importante chez ces derniers. Certaines structures morphologiques dites « plastiques » vont varier de manière rapide et directe en fonction de l'environnement, alors que d'autres structures dites « neutres » sont susceptibles de varier uniquement à certains stades du développement d'un individu (Stearns 1989; Scheiner 1993; Day et McPhail 1996; Lu et Bernatchez 1999).

La physiologie

Il est parfois difficile de déterminer la valeur adaptative et le lien trophique du polymorphisme sur la seule base des différences morphologiques (Robinson et Wilson 1996). Chez les populations de poissons, les variations interindividuelles des performances physiologiques sont peu étudiées et pourtant utiles pour évaluer l'efficacité du transfert nutritif de la diète au poisson (Ringler 1982; Thorpe and Cho 1995). Une étude bioénergétique portant sur les taux de consommation journaliers de l'omble de fontaine en allopatrie a d'ailleurs permis de démontrer que ces taux n'étaient pas significativement plus élevés dans l'habitat littoral que dans l'habitat pélagique (Héroux 1998). Par contre, l'auteur rapporte que les taux de consommation sont plus élevés dans l'habitat littoral en mai-juin qu'en juillet-août (Héroux 1998). D'autres modèles pour le calcul d'un bilan énergétique en laboratoire ont permis de démontrer que l'efficacité d'utilisation de l'énergie, pour la croissance et la composition corporelle, n'est pas affectée par la ration ou la température (à l'intérieur de l'étendue tolérée par l'espèce) chez la truite arc-en-ciel (Azevedo et al. 1998). Cependant, une réduction dans la ration totale a mené vers une diminution significative du gain de poids chez ces individus (Azevedo et al. 1998). Les temps de manipulation et la distance de réaction devraient par ailleurs varier de manière optimale en relation avec un rapport entre la taille des particules ingérées et l'ouverture buccale (Linner et Brannas 1994). Enfin, des modèles énergétiques

complets servant à estimer les rations alimentaires, les besoins énergétiques et la croissance en environnement contrôlé, ont récemment été développés pour les salmonidés (Cho et al. 1982; Cho et Bureau 1998).

Le comportement

Différents compromis ou stratégies de quête alimentaire peuvent être utilisés pour augmenter le rendement énergétique des individus d'une même population (Werner 1977; Linner et Brännäs 1994; Wankowski 1979; Ringler 1982; McLaughlin et al. 1994; Holopainen et al. 1997). De même, la flexibilité du comportement au niveau intra-spécifique influencera ultimement le choix d'un habitat (Dill 1983; Ehlinger et Wilson 1988; Meyer 1990; Andrew et al. 1992; Bourke et al. 1997). Afin de démontrer la valeur fonctionnelle d'un polymorphisme trophique, il doit donc exister une corrélation entre le comportement et la morphologie d'un individu (Ehlinger et Wilson 1988; Day et McPhail 1996). Ce critère n'a pas pu être vérifié de façon précise pour un polymorphisme trophique subtil, chez l'omble de fontaine (Bourke et al. 1997), ni même pour un polymorphisme trophique contrastant, chez le grand corégone (Chouinard et al. 1996).

La plasticité des comportements d'alimentation chez les espèces du genre *Salvelinus* est commune (Noakes 1989; Thorpe et Cho 1995; Hutchings 1996). En Islande, les individus d'une population allopatrique d'omble chevalier, *Salvelinus alpinus*, s'alimentent principalement de zoobenthos, alors que d'autres s'alimentent presque exclusivement de zooplancton (Malmquist et al. 1992; Skulason et al. 1993). Au même titre, Bryan et Larkin (1972) ont suggéré que de petites variations dans les stimuli responsables de déclencher l'attaque d'une proie chez les ombles pouvaient mener à des stratégies d'alimentation différentes entre les individus. Les espèces du genre *Salvelinus* seraient aussi plus assujettis à

des variations hiérarchiques dans la capacité d'apprentissage (Jobling 1985; Adams et al. 1995).

Les caractéristiques du cycle vital

La structure en taille d'une population est affectée par les caractéristiques du cycle vital, telles que la fécondité et la croissance des espèces en présence (Crowder 1986, Osenberg et al 1992). Des variations dans le cycle vital d'une espèce peuvent apparaître au cours du développement (Balon 1986; 1989), ou encore sous l'effet d'une compétition pour la ressource (Crowder 1986; Magnan 1988). On définit l'hétérochronie comme étant les variations du cycle vital qui influencent le développement d'un organisme (Wainwright et Reilly 1994). Ce principe diversifiant a souvent été proposé pour expliquer l'apparition d'écotypes nouveaux au sein d'une même population de poissons (Meyer 1987; Meyer 1990; Osenberg et al. 1992; Wimberger 1992; Wainwright et Richard 1995; Skulason et Smith 1995; Holopainen et al. 1997).

Chez les *Salvelinus*, les caractéristiques du cycle vital peuvent varier en réponse à l'environnement (Noakes 1989; Skulason et al. 1989). Un principe impliquant des allométries divergentes dans la croissance des ombles permettrait d'expliquer l'apparition de nouveaux phénotypes dans une population. Ce principe serait même peut-être à la base du polymorphisme trophique contrastant observé chez l'omble chevalier, où les individus benthophages ont une croissance plus rapide que les individus planctonophages (Skulason et al. 1989).

Les mécanismes évolutifs

L'hérédité

Le polymorphisme est une condition par laquelle une population exprime plus d'un phénotype en réponse à l'environnement biotique ou abiotique (Stearns 1989). Lu et Bernatchez (1999) rapportent que la principale contribution de la génétique dans l'évaluation de la valeur adaptative du polymorphisme est de déterminer l'étendue du flux génique entre membres sympatriques. Il est en effet très difficile de relier des différences trouvées sur un locus polymorphique aux différences observées dans l'expression phénotypique. Le rôle des loci régulateurs et de l'assemblage des gènes (Hochachka 1987; Scheiner 1993), les réaction épistasiques (Balon 1989; Skulason et al 1993) et la pléiotropie (Stearns 1989) sont autant de variations d'ordre génétique pouvant mener au polymorphisme. Une étude récente sur le polymorphisme trophique subtil de l'omble de fontaine en lac a permis de démontrer, à l'aide de l'ADN microsatellite, que l'équilibre de Hardy-Weinberg était rompu et que les échanges génétiques ne se faisaient plus aléatoirement entre les deux écotypes (pélagique et littoral) sur le locus considéré (Dynes et al. 1999).

La plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique se définit comme tout changement dans l'expression phénotypique d'un génotype suivant l'influence de l'environnement (Scheiner 1993). Pour démontrer que ce mécanisme est adaptatif il faut qu'il soit : 1) spécifique à un caractère, 2) spécifique à l'environnement et à son influence, 3) spécifique en direction, 4) sous contrôle génétique et 5) sous pression de sélection (Stearns 1989; Gotthard et Nylin 1995; Hutchings 1996). Bien qu'ils soient souvent difficiles à démontrer en nature, des modèles théoriques ont

établi que la plasticité phénotypique pouvait mener à elle seule vers la spéciation (Via et Lande 1985; Meyer 1987; Schlichting 1989; Hutchings 1996). Le principe qui jusqu'à présent décrirait le mieux comment un polymorphisme devient adaptatif, présuppose que la plasticité phénotypique d'une population doit se trouver sous pression de sélection (Scheiner 1993; Robinson et Wilson 1994; Hutchings 1996). Les *Salvelinus* en milieu naturel présenteraient un fort potentiel de plasticité phénotypique en réponse aux ressources (Noakes 1989; McLaughlin et al. 1994; Hutchings 1996).

L'interaction entre l'environnement et les génotypes

Dans un ouvrage controversé, Levins et Lewontin (1985) critiquent l'interprétation des biologistes et les conclusions statistiques tirées d'un contexte évolutif où les effets de la génétique et de l'environnement sur un phénotype sont traités indépendamment. Leurs critiques mettent l'accent sur l'importance des interactions entre l'environnement et la génétique, mais aussi sur l'incapacité des analyses de variance à inférer correctement un lien causal sur une échelle temporelle et spatiale. L'effet d'une composante environnementale et d'une composante génétique dans une population naturelle dépend de quatre critères : 1) la norme de réaction entre le génotype, le phénotype et l'environnement, 2) la distribution ponctuelle des fréquences génotypiques, 3) la structure ponctuelle l'environnement et 4) l'interaction entre le génotype et l'environnement peut être biaisée par des variations phénotypiques inconnues (Levins et Lewontin 1985).

La norme de réaction est souvent associée à la plasticité phénotypique puisque ces deux concepts représentent l'expression d'un phénotype en interaction avec son génotype et l'environnement (Scheiner 1993). La norme de réaction est le plus souvent représentée sous la forme polynomiale et se décrit comme un regroupement de phénotypes exprimés par un seul

génotype le long d'un continuum environnemental (Stearns 1991; Scheiner 1993). Lorsqu'il existe un effet additif des variations phénotypiques pour différentes conditions environnementales et pour des génotypes distincts (i.e. même pente), il est alors possible de distinguer exactement l'effet de chaque composante (Via et Lande 1985; Levins et Lewontin 1985).

L'évolution

Le principe selon lequel un polymorphisme trophique stable peut ultimement mener à la spéciation s'appuie sur la sélection divergente en faveur d'un, de deux ou plusieurs phénotypes extrêmes dans une population (Schluter et McPhail 1992; Skulason et Smith 1995; Ruzzante et al. 1998; Lu et Bernatchez 1999). Ce principe évolutif intra-spécifique renvoie également au cas plus général de la spéciation sympatrique (Rice et Hostert 1993). Selon des rétrospectives récentes de la littérature, il faut pouvoir répondre à quatre critères précis pour déterminer qu'un polymorphisme trophique est évolutif et mène vers le déplacement de caractères (Schluter et McPhail 1992; Robinson et Wilson 1994) : 1) il existe une relation fonctionnelle entre les différences phénotypiques et l'utilisation de la ressource alimentaire, 2) les différences phénotypiques ont une base génétique, 3) il existe des évidences d'une compétition pour la ressource entre les écotypes sympatriques et 4) les différences phénotypiques augmentent les performances d'un écotype dans l'environnement pour lequel il est le mieux adapté. Ce processus favoriserait à long terme l'apparition d'un isolement reproducteur des phénotypes et éventuellement l'apparition de nouvelles espèces (Rice et Hostert 1993, Skulason et Smith 1995).

Parmi les autres forces évolutives qui pourraient mener vers la spéciation sympatrique, Robinson et Wilson (1994) mentionnent les innovations morphologiques par mutation, la sélection sexuelle et les variations dans les soins parentaux. Le polymorphisme trophique observé en nature pourrait par ailleurs avoir déjà progressé avant l'arrivée en lac d'espèces colonisatrices, être le résultat d'une dérive génique aléatoire ou encore d'une sélection d'habitat (Lu et Bernatchez 1999). Balon (1989) suggère qu'une diversification de type saltatoire (i.e. où la vitesse d'évolution suit un cycle) serait plus probable chez les salmonidés. Finalement, des modèles mathématiques très récents s'appuyant sur la sélection contre l'hétérozygocie, ou sur les recombinaisons génétiques par l'augmentation du flux génique (e.g. sélection d'habitat), tendent à démontrer que la spéciation sympatrique peut survenir sans qu'il y ait nécessairement un isolement reproducteur. (Tregenza et Butlin 1999).

Conclusion

Les salmoniformes sont décrits comme de bons colonisateurs, possédant une morphologie généraliste et s'étant diversifiés au Néarctique (Winemiller 1991). Thorpe et Cho (1995) ont rapporté les capacités rapides d'adaptation des phénotypes de salmonidés lorsque surviennent des variations à court terme dans la disponibilité alimentaire. D'autres études réalisées sur des espèces de saumon, font plutôt référence au fort potentiel de plasticité phénotypique des salmonidés dans le sens d'un mécanisme diversifiant à long terme (Fleming et al. 1994; Quinn et al. 1998).

Un exemple récent de polymorphisme trophique subtil chez l'omble de fontaine résume assez bien la controverse évolutive entourant le polymorphisme. Bourke et al. (1999) proposent deux hypothèses générales et susceptibles d'expliquer le polymorphisme identifié dans leur système. La première suggère que le développement ontogénique des spécialistes

benthiques vers une alimentation pélagique est conditionné par l'environnement et suit simplement une norme de réaction propre à l'espèce. Cela impliquerait que les morphologies discriminantes soient fortement plastiques. La seconde hypothèse suggère, à l'inverse, que les différences phénotypiques observées sont sous pression de sélection et que l'abondance des deux formes (pélagique et littoral) dans la population est dépendante des fréquences génotypiques (Bourke et al. 1999). Robinson et Wilson (1996) soulignent qu'il faut pouvoir résoudre cette question en déterminant à la fois la composante génétique, de plasticité phénotypique et d'interaction du polymorphisme trophique étudié. À ce propos, l'intérêt de travailler en laboratoire avec des juvéniles repose sur le principe que la majorité du potentiel de plasticité phénotypique et génotypique apparaît très tôt dans le développement des ombles (Power 1980; Noakes 1989; Venne et Magnan 1995). L'utilisation de jeunes de première génération, élevés en laboratoire, permet de détecter la présence de caractères déterminés génétiquement (Schluter 1996).

CHAPITRE PRINCIPAL

Par

Raphaël Proulx et Pierre Magnan¹

Département de chimie-biologie

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-rivières (Québec)

G9A 5H7

courriel : pierre_magnan@uqtr.ca

¹ *Auteur auquel la correspondance doit être adressée.*

Mots clés : polymorphisme trophique, expérience croisée, plasticité phénotypique, hérédité, bioénergétique, ration journalière, croissance, salmonidés, expérience contrôlée.

Résumé

Pour établir la valeur adaptative d'un polymorphisme trophique on doit démontrer qu'un phénotype donné a un fitness plus élevé dans sa propre niche. L'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, retrouvé dans les lacs du bouclier laurentien affiche un polymorphisme trophique où certains individus sont mieux adaptés pour s'alimenter dans la zone littorale et d'autres sont mieux adaptés pour s'alimenter dans la zone pélagique. Le premier objectif de notre étude a été de déterminer les composantes génétique et environnementale (ainsi que leur interaction) du polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine. Le deuxième objectif a été de déterminer la valeur adaptative des différences morphologiques observées, en comparant les performances alimentaires entre les deux formes lorsque la capture des proies se fait dans la colonne d'eau (environnement pélagique) et sur le substrat (environnement benthique). Des expériences croisées se sont déroulées en laboratoire pendant 16 mois où des individus des deux formes ont été nourris artificiellement dans des environnements littoraux (proies capturées sur le fond) et pélagiques (proies capturées dans la colonne d'eau). Les différences morphologiques entre les formes sont apparues tôt dans le développement et se sont maintenues tout au long des expériences. Les individus littoraux possédaient des nageoires pectorales et dorsale plus longues, une tête plus courte, un mandibule plus court, et un corps plus large que les individus pélagiques. Nos résultats ont révélé la présence de composantes génétique et environnementale dans le polymorphisme de l'omble de fontaine, qui ensemble expliquent 16% de la variation dans la morphologie (ACP sur les variables morphologiques). Enfin, nos résultats illustrent que l'efficacité alimentaire (ration journalière ajustée pour la longueur, $g \cdot g \text{ poids frais}^{-1}$) d'une forme donnée est significativement plus élevée dans l'environnement pour lequel elle est le mieux adaptée (littoral ou pélagique). Cette étude

augmente la compréhension des mécanismes impliqués dans l'expression du polymorphisme trophique chez les poissons.

Introduction

Stearns (1989) allègue que les variations intra-spécifiques sont l'essence même de l'évolution et qu'elles déterminent un polymorphisme lorsqu'une population exprime plus d'un phénotype en réponse à l'environnement biotique ou abiotique. Chez les vertébrés, la diversification trophique au sein d'une même population (angl. : trophic polymorphism) serait à ce titre beaucoup plus fréquente que l'on croyait (Schluter et McPhail 1992, Wimberger 1992, Robinson et Wilson 1994, Skúlason et Smith 1995, Bourke et al. 1997). Le polymorphisme trophique se révèle par ailleurs plus controversé lorsqu'on s'interroge sur la valeur adaptative des différences trophiques observées dans une population (Scheiner 1993, Gotthard et Nylin 1995). Certains travaux supportent que les variations phénotypiques seraient le plus souvent sous pression de sélection chez les poissons (e.g. Robinson et Wilson 1996, Schluter 1996, Taylor 1999). D'autres hypothèses suggèrent au contraire que les variations trophiques interindividuelles seraient vraisemblablement temporaires chez les genres fortement plastiques (Noakes 1989, Thorpe et Cho 1995, Hutchings 1996). Aussi, les effets aléatoires de pléiotropie, de flux génique et de migration génique expliqueraient peut-être mieux les variations observées que les mécanismes d'adaptation locale (Rice et Hostert 1993).

Afin d'établir la valeur adaptative d'une variation phénotypique, on doit démontrer qu'un phénotype spécialisé retire un plus grand bénéfice et est mieux adapté à l'utilisation d'une ressource dans sa propre niche (Ehlinger et Wilson 1988, Stearns 1989, Wainwright et Richard 1995, Day et McPhail 1996). La littérature récente sur le polymorphisme trophique chez les poissons suggère qu'il faudrait étudier plus en détails les mécanismes responsables des variations phénotypiques détectées en nature (Norton et al. 1995, Robinson et Wilson 1996, Bernatchez et al. 1999). Schluter (1996) rapporte notamment que la forme et l'intensité

de la sélection menant au polymorphisme trophique ont rarement été évaluées entre les différents environnements.

Robinson et Wilson (1996) ont déterminé que l'approche comparative avec expériences contrôlées permettait de : 1) mesurer des différences génétiques entre deux formes sympatriques si le fitness et l'effet compensatoire sur la croissance peuvent être mesurés pour chaque traitement, 2) mesurer la composante de plasticité phénotypique et 3) identifier une interaction entre la composante génétique et la composante environnementale. L'approche croisée avec réplicats semble donc prometteuse pour évaluer la valeur adaptative d'un polymorphisme en milieu aquatique (Wimberger 1991, Gotthard et Nylin 1995, Norton et al. 1995, Day et McPhail 1996).

L'apparition de nouvelles espèces par spéciation sympatrique serait répandue dans les lacs de faible productivité de l'hémisphère Nord (Schluter et McPhail 1992). On y retrouverait généralement autant de formes que de niches alimentaires disponibles (Malmquist et al. 1992, Skúlason et al. 1993, Robinson et Wilson 1994). Le polymorphisme trophique en lac impliquerait le plus souvent la présence de spécialistes benthiques et pélagiques (Ehlinger et Wilson 1988, Malmquist et al. 1992, Robinson et Wilson 1994, Bourke et al. 1999). Des études récentes sur la morphologie (Bourke et al. 1997, Dynes et al. 1999), la distribution spatiale (Venne et Magnan 1995, Bourke et al. 1997), la génétique (Dynes et al. 1999) et les comportements de fraye (Magnan et al. en prép.) supportent l'existence d'un polymorphisme trophique pélagique-littoral chez l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), dans les lacs du bouclier canadien au Québec (Canada).

À l'aide d'expériences croisées en laboratoire, le premier objectif de notre étude a été de déterminer la composante héréditaire, la composante de plasticité phénotypique et l'interaction dans l'expression du polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine. Notre

deuxième objectif a été de déterminer la valeur adaptative des différences morphologiques observées entre les deux formes, en comparant les performances alimentaires des deux formes lorsque la capture des proies se fait dans la colonne d'eau (environnement pélagique) et sur le substrat (environnement benthique).

Matériel et méthodes

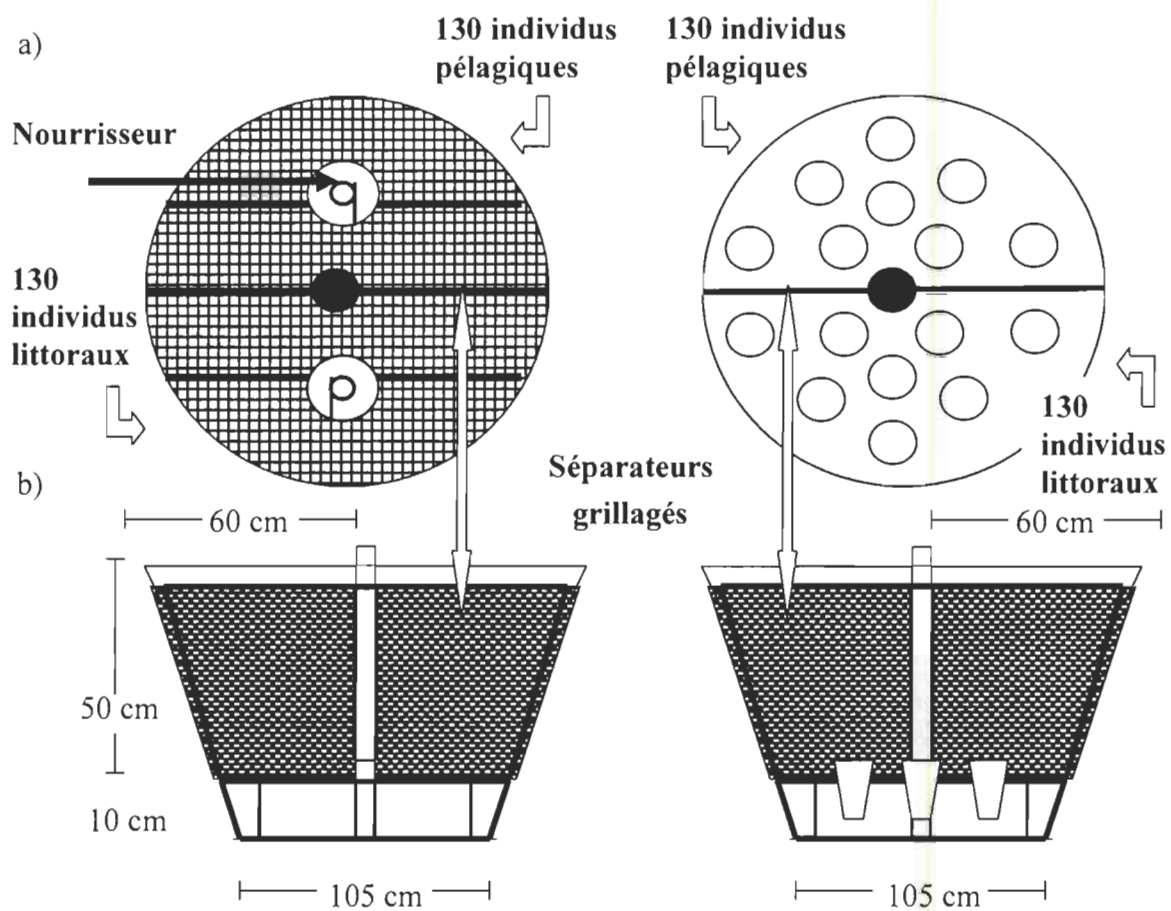
Montage expérimental

Le système expérimental était constitué de six modules d'élevage d'un volume de 600 litres chacun, dont trois unités simulaient des environnements littoraux et trois autres simulaient des environnements pélagiques. Les bassins étaient divisés longitudinalement en deux sections identiques à l'aide des grillages en plastique noir (mailles carrées de 4 mm) fixés à des cadres en acier inoxydable (Figure 1). Les bassins « littoraux » étaient équipés d'un double fond blanc en polyéthylène. Cette structure était percée de trous ronds dans lesquels étaient insérés des pots de plastique d'une profondeur de 10 cm, dont le diamètre faisait 7 cm à la base et 10 cm dans le haut. Les bassins « pélagiques » étaient équipés d'un double fond (grillage en plastique noir, mailles carrées de 5 mm) fixé à un cerceau en acier inoxydable (Figure 1). On recréait ainsi les mouvements de quête et de manipulation des proies en zone littorale (manœuvres de recherche et de capture sur le fond) et en zone pélagique (nage continue et manœuvres de capture dans la colonne d'eau). Chaque unité d'élevage était munie d'un filtre à gravier et d'un filtre biologique. Les bassins étaient reliés à un système de refroidissement au glycol permettant un contrôle précis de la température de l'eau ($\pm 1^{\circ}\text{C}$). Environ 15 % d'eau neuve était ajoutée quotidiennement au système pour contrebalancer les pertes dues à l'évaporation et au nettoyage des bassins d'élevage. L'alcalinité ainsi que la dureté de l'eau

Figure 1. Représentation schématique du montage expérimental. a) Vue en élévation des bassins pélagiques et littoraux avec double fond grillagé et de polyéthylène respectivement. b) Vue en plan avec représentation du séparateur grillagé (4 mm de diamètre) situé au dessus des double fonds dans les deux environnements.

**Environnement pélagique
(Substrat grillagé)**

**Environnement littoral
(Substrat avec pots)**



étaient ajustées à 65 mg.l^{-1} de CaCO_3 par ajout de bicarbonate de sodium (Na_2HCO_3) et de chlorure de calcium (CaCl_2).

La quantité de moulée distribuée dans chaque bassin était identique entre les traitements et déterminée par des modèles bioénergétiques pour les salmonidés (Cho et Bureau 1998). La distribution de la moulée commerciale Corey (Ralston Purina, Canada) différait entre les traitements en fonction de certains paramètres physiques et biologiques (Tableau 1). L'alimentation sur le fond était recrée en déposant les particules de moulée directement au creux des pots à l'aide d'une cuillère à infusion d'une capacité de 6,5 g. L'alimentation dans la colonne d'eau s'effectuait quotidiennement en continu par le haut des bassins à l'aide de nourrisseurs rotatifs entre 8 h et 16 h. L'intensité lumineuse (40 lux), la température de l'eau ($12 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$) ainsi que la photopériode (12 :12) ont été maintenues constantes tout au long de l'expérience. L'azote ammoniacal ($\text{NH}_3 \text{ } \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), les nitrites ($\text{NO}_2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de CaCO_3) et la dureté ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de CaCO_3) ont été estimés à partir des méthodes standards (APHA 1989) et gardés sous les limites prescrites pour l'élevage des salmonidés (Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation Québec 1990).

Poissons et conditions expérimentales

Nous avons procédé à l'échantillonnage de géniteurs pélagiques et littoraux sur les frayères du lac Ledoux, Réserve Mastigouche (Québec, Canada), du 18 au 24 octobre 1998. Les géniteurs mâles et femelles de chaque forme ont été sélectionnés sur la base de leur morphologie. Des relations allométriques entre la longueur des nageoires et la longueur du corps étaient tirées des données de Bourke et al. (1997). Leurs résultats démontraient que les individus littoraux possédaient une nageoire dorsale et des nageoires pectorales significativement plus longues

Tableau 1. Paramètres physiques et biologiques relatifs à l'alimentation dans la colonne d'eau pour l'environnement pélagique et l'alimentation sur le fond pour l'environnement littoral avec différentes moulées commerciales Corey (Ralston, Purina).

	Environnement pélagique	Environnement littoral
<i>Moulée 1.5 mm en granules</i>		
Nombre de mois ¹	4 - 8	4 - 8
Vitesse de coulée (m/s) ²	0.032 (±0.01)	0.032 (±0.01)
Énergie digestible (Mj/Kg) ²	16.6	16.6
<i>Moulée 2.0 mm en granules</i>		
Nombre de mois	8 - 12	↓
Vitesse de coulée (m/s)	0.047 (±0.008)	
Énergie digestible (Mj/Kg)	15.4	
<i>Moulée 2.5 mm en grains</i>		
Nombre de mois	12 - 16	8 - 12
Vitesse de coulée (m/s)	0.121 (±0.007)	0.121 (±0.007)
Énergie digestible (Mj/Kg)	15.4	15.4
<i>Moulée 3.0 mm en grains</i>		
Nombre de mois		12 - 16
Vitesse de coulée (m/s)	--	0.126 (±0.01)
Énergie digestible (Mj/Kg)		17.0

¹ Les chiffres correspondent aux intervalles (mois) entre lesquels le type de moulée a été utilisé pour les expériences.

² Source : Corey (Ralston, purina), Canada.

que les individus pélagiques (Bourke et al. 1997). Sur le terrain, nous avons identifié un géniteur littoral lorsque la longueur des nageoires dorsale et pectorale se situait au-dessus de la droite de régression nageoire-longueur corps des individus littoraux. On identifiait un géniteur pélagique, lorsque la longueur des mêmes nageoires se situait au-dessous de la droite de régression nageoire-longueur corps des individus pélagiques. De plus, en accord avec des observations *in situ* (P. Magnan, obs. pers.), les géniteurs pélagiques et littoraux ont été sélectionnés sur des frayères distinctes (température et profondeur). Au cours de la stratification saisonnière de l'automne, l'eau à la surface de la frayère « littorale » (2.6 m) a affiché une température moyenne de 0.3 °C (± 1.5) plus élevée que l'eau à la surface de la frayère « pélagique » (4.6 m) (P. Magnan, en prep.). Nous avons récupéré les produits sexuels de trois couples de géniteurs par forme, pour un total de six familles. Le prélèvement et la fertilisation des œufs ont été effectués selon la méthode sèche décrite par Piper et al. (1982). Les géniteurs ont ensuite été sacrifiés par une surdose de MS-222 et congelés pour les analyses morphométriques et énergétiques subséquentes.

L'incubation des œufs a été menée à 6°C dans six incubateurs à courant ascendant d'une capacité de 96 000 œufs chacun. L'éclosion des œufs s'est déroulée du 18 au 25 février 1998. Les jeunes alevins en cours d'alimentation endogène ont ensuite été comptés et transférés dans un système d'élevage en circuit fermé. L'alimentation exogène de moulée commerciale a été conditionnée à l'aide de soigneurs rotatifs fonctionnant en continu sur un cycle de 24 heures. À ce stade, un échantillon aléatoire de 20 individus par famille a été prélevé afin de pouvoir suivre le développement morphologique des deux groupes avant le début des expériences (0 mois). Les jeunes étaient par la suite nourris tous les jours *ad libitum* avec de la moulée commerciale Biodiet *starter*, Corey # 0.7 puis Corey # 1.5.

Les poissons utilisés lors des expériences en bassin ont été des alevins d'omble de fontaine âgés de 4 mois. Un échantillonnage aléatoire de 290 individus par famille a été effectué sur les trois familles littorales et les trois familles pélagiques. Un sous-échantillon aléatoire de 30 individus par famille a immédiatement été prélevé et congelé pour les analyses morphométriques (4 mois, début des expériences). Les 260 individus restant ont ensuite été pesés, mesurés et subdivisés aléatoirement en deux groupes de 130 individus. Un groupe était placé dans une section de l'environnement littoral d'un bassin et l'autre dans une section de l'environnement pélagique d'un autre bassin. Pour chaque paire de bassins nous avons ainsi quatre traitements, soit 1) des individus pélagiques en condition pélagique (PP), 2) des individus pélagiques en condition littorale (PL), 3) des individus littoraux en condition pélagique (LP) et 4) des individus littoraux en condition littorale (LL) (Figure 1). Notre montage se composait de six bassins qui constituaient trois expériences indépendantes. Tous les individus littoraux et pélagiques ont été marqués à l'aide d'un élastomère biocompatible fluorescent (Bailey et al. 1998). Les individus littoraux ont reçu une couleur différente des individus pélagiques afin de s'assurer *a posteriori* qu'il n'y avait pas eu de mélange entre les sections d'un même bassin.

Des échantillons aléatoires de 30 individus par section de bassin ont été prélevés après 8, 12 et 16 mois de croissance. Suite aux 12 premiers mois de croissance pour chaque traitement, des sous-échantillons aléatoires de 30 individus par section de bassin ont été marqués puis transférés dans l'environnement opposé. Ceci avait pour but d'évaluer la possibilité d'un renversement dans la morphologie (Day et McPhail 1996) ou d'un effet compensatoire sur la croissance (Miglav et Jobling 1989). Nous référons dans le texte aux individus « transférés » et « non transférés » pour identifier ces deux groupes. Les expériences se sont échelonnées sur une période totale de 16 mois. Les poissons des deux formes ont été

maintenus dans les bassins expérimentaux pour la période comprise entre 4 et 16 mois de croissance, soit entre juin 1999 et juin 2000. Tous les individus échantillonnés ont été sacrifiés et congelés pour les comparaisons de morphologie, de croissance et de bioénergétique entre les traitements (section suivante).

Variables étudiées

Morphologie

Les critères morphologiques mesurés pour la forme du corps ont été la hauteur du pédoncule caudal, la base de la nageoire dorsale, la largeur du corps au point d'insertion antérieur de la nageoire dorsale, la hauteur du corps entre le point d'insertion antérieur de la dorsale et l'insertion de la pelvienne et la longueur de la nageoire pectorale. Ces critères morphologiques sont parmi les plus représentatifs pour étudier le polymorphisme trophique entre individus benthiques et pélagiques (Malmquist et al. 1992, Robinson et Wilson 1994, Dynes et al. 1999). Les mesures des critères plus étroitement reliés à la capture des proies ont été la longueur du museau, la longueur de la tête, la hauteur de la tête entre la ligne frontale et la mâchoire inférieure, la longueur de la mâchoire inférieure et la largeur de la bouche (Tabachek 1988, Kotrschal 1989). Les mesures morphométriques ont toutes été prises à l'aide d'un vernier digital d'une précision de 0.01 mm (Mytutoyo) relié à un ordinateur. La longueur du corps a servi de covariable dans les analyses. Le sexe de tous les individus échantillonnés à 12 et 16 mois a également été identifié. Le sexe des individus plus jeunes (4 et 8 mois) n'a pu être déterminé.

Nous avons d'abord effectué une transformation logarithmique sur toutes les variables morphométriques de manière à respecter les conditions de linéarité et d'homogénéité des variances (Tabachnick et Fidell 1996). Afin de prendre en compte la variance reliée à la taille

et au sexe des individus dans chaque groupe, une technique de régression basée sur les résidus standardisés de la relation allométrique entre un critère morphologique et la longueur du corps, a ensuite été appliquée pour l'ensemble des individus d'un échantillon de même sexe (Flemming et al. 1994). Les valeurs d'un critère morphologique étaient ainsi exprimées en tant que résidus standardisés de la régression entre ce critère et la longueur du corps, pour chaque sexe séparément. Les résidus morphométriques ainsi produits ont permis d'éliminer la variance intra groupe reliée au sexe et étaient considérés indépendant de la longueur du corps (Tabachnick et Fidell 1996).

Afin d'évaluer s'il existait des différences morphologiques entre les jeunes issus des parents pélagiques et littoraux, nous avons d'abord effectué une analyse de fonction discriminante sur les alevins âgés de 4 mois. Nous pouvions ainsi identifier au préalable les variables morphologiques qui discriminaient le mieux les formes dans chaque expérience. L'analyse de covariance multivariée (MANCOVA) a été employée afin de comparer la morphologie corrigée pour la longueur du corps, entre les sexes, pour les trois expériences. Ceci a été réalisé afin de déterminer la présence d'un dimorphisme sexuel chez les poissons âgés de 12 à 16 mois.

Croissance

Le poids (g) et la longueur (mm) ont été mesurés sur tous les individus échantillonnés et comparés indépendamment à chaque intervalle de temps, dans chaque expérience, entre les formes et les sexes à l'aide de tests de t. Des analyses de covariance (ANCOVA) ont été utilisées afin de tester l'effet de la forme et de l'environnement sur le taux de croissance pour la période comprise entre l'éclosion (0 mois) et la fin des expériences (16 mois). Pour cette

dernière analyse, nous avons regroupé les valeurs moyennes des trois expériences afin d'augmenter le degré de liberté des ANCOVAs.

Afin d'évaluer dans un premier temps les effets du temps, de l'hérédité, de l'environnement et du transfert d'individus dans une autre condition expérimentale, nous avons d'abord réalisé une analyse en composante principale de corrélation (ACP) sur les résidus morphométriques ajustés pour les effets de la longueur et du sexe. Les axes principaux étaient retenus suite à l'examen des déterminants matriciels (angl. : eigenvalues) sur chaque nouvel axe produit par l'ACP (Wilkinson 1998). Des ANOVAs ont été réalisées sur les coordonnées canoniques (angl.: canonical scores) calculées par rapport au nouveau plan d'orientation des principaux axes retenus (Legendre et Legendre 1998). Les ANOVAs nous ont permis de tester les effets du temps, de l'hérédité, de l'environnement et du transfert d'individus dans une autre condition expérimentale sur chacun des axes représentant la morphologie. L'effet de chaque composante (héréditaire [forme] et de plasticité [environnement]) devait, le cas échéant, être relié à un ou plusieurs axes de l'ACP, où chacun de ces axes explique une proportion de la variance totale dans la morphologie entre les individus. À ces effets (forme, environnement et leur interaction) était attribué des coefficients d'association canonique (angl. : canonical loading) correspondants aux 10 critères morphologiques. Le coefficient d'association canonique entre les critères morphologiques et l'effet de la forme et/ou l'environnement nous ont permis de déterminer le degré d'héritabilité et de plasticité des différents critères morphologiques mesurés. Nous avons considéré qu'un critère morphologique était fixe ou plastique selon qu'il restait, ou non, corrélé à une forme (i.e. pélagique ou littorale) suite au changement des conditions environnementales. Pour satisfaire à cette règle, les critères morphologiques qui discriminaient le mieux les formes ont été préalablement déterminés sur les individus non transférés. Deux résultats pouvaient être

obtenus suite au transfert d'environnement: 1) des critères morphologiques qui se trouvaient associés à un environnement ne l'étaient plus suite au transfert et 2) des critères morphologiques qui se trouvaient associés à un environnement l'étaient toujours suite au transfert. Dans le premier cas, l'effet génétique (critères fixés) aura prédominé sur le changement des critères, suite au transfert d'environnement. Dans le deuxième cas, c'est l'effet de l'environnement qui aura prédominé (critères plastiques) suite au transfert. L'ACP a été utilisée comme base de comparaison entre les groupements morphologiques et les composantes d'hérédité et de plasticité (Winemiller 1991). De plus, afin de mieux visualiser les différences observées dans la morphologie, nous avons calculé une morphologie moyenne pondérée (MMP) à partir des coordonnées canoniques moyennes de l'ACP. Les coordonnées canoniques moyennes ont été transformées en millimètres (mm) en utilisant l'équation suivante :

$$MMP = (s \bullet \Sigma w_x / 10) + (\Sigma x_a / 10) ,$$

où s est la coordonnée moyenne sur l'axe canonique, w_x le coefficient canonique pour un critère morphologique sur l'axe en question et x_a la moyenne d'un critère morphologique ajusté pour la longueur du corps. Les tests statistiques ont toujours été réalisés sur les coordonnées moyennes brutes, calculées sur les principaux axes.

Ration journalière théorique

Comme le montage expérimental ne distribuait pas la nourriture de la même façon, il est possible que les individus n'aient pas eu accès aux mêmes quantités de nourriture dans les deux environnements (l'environnement pélagique laissant passer la moulée non consommée à travers le double fond grillagé). Nous avons donc estimé une « ration journalière théorique »

(R_{th} ; $g \cdot j^{-1}$), qui correspond à la ration minimale nécessaire pour maintenir la croissance observée chez des salmonidés (Cho et Bureau 1998). La ration journalière théorique (R_{th}) peut être estimée à l'aide de la formule :

$$R_{th} = [(EC + EB) \cdot 0.017] \cdot QED;$$

où EC correspond à l'énergie totale contenue dans les tissus (Kj) chez des salmonidés, EB l'énergie métabolique de base (Kj), QED la quantité d'énergie digestible dans la moulée ($Mj \cdot g^{-1}$) et 0.017 une constante du modèle (Cho et Bureau 1998). QED était fournie par le fabricant et variait entre 15,4 et 17,0 $Mj \cdot g^{-1}$, selon les moulées utilisées dans nos expériences (Tableau 1). L'énergie totale contenue dans les tissus (EC) est obtenue à l'aide de la formule :

$$EC = GPH \cdot MS \cdot CE;$$

où GPH est le gain en poids humide d'un individu (g) par unité de temps (J^{-1}), MS la quantité de matière sèche d'un individu ($g \cdot g^{-1}$ poids humide) et CE le contenu en énergie d'un individu ($Kj \cdot g^{-1}$). La quantité de matière sèche a été obtenue par le séchage des poissons à 60°C pendant 48 heures. Le contenu énergétique a été estimé à l'aide d'une constante pour les salmonidés et de la matière sèche (Cho et Bureau 1998) où :

$$CE = K \cdot MS.$$

Cette constante (K) est susceptible de varier ($25-30 \text{ Kj} \cdot g^{-1}$) lorsque l'énergie assimilable entre les régimes alimentaires diffère considérablement (Cho et al. 1982). La composition énergétique de nos différentes moulées variait peu entre les traitements (Tableau 1). Nous avons donc fixé la constante (K) à $27 \text{ Kj} \cdot g^{-1}$ dans tous les calculs. Nous avons assumé que le métabolisme de base ne différait pas entre les formes et entre les environnements. Pour chaque individu, l'énergie métabolique de base (Kj) est obtenue à l'aide de la formule:

$$EB = (0.0104 + 3.26T - 0.05T^2) \cdot PH^{0.824} \cdot J^{-1};$$

où T est la température, PH le poids humide d'un individu (g) et J le nombre de jours de croissance (Cho et Bureau 1998). La ration journalière théorique, corrigée pour le poids d'un individu, permet d'établir une « ration journalière ajustée » (R_{aj}) exprimée en $g \cdot jour^{-1} \cdot g$ de poids frais⁻¹ (Purchase et Brown 2001). Afin de calculer la R_{aj} , nous avons introduit le poids des individus comme covariable de la R_{th} dans les analyses. La ration minimale nécessaire pour maintenir la croissance d'un individu n'étant plus reliée à la taille de ce dernier, R_{aj} nous a permis d'examiner les variations d'efficacité alimentaire entre des individus de même âge et de tailles différentes. Le taux de conversion alimentaire pour un échantillon est donné par la pente de la relation R_{th} -poids frais. La R_{aj} assumait une énergie du métabolisme de base, d'excrétion et de croissance égale chez tous les individus. L'individu ayant une R_{aj} plus importante se voyait attribuer une valeur adaptative plus grande dans cet environnement.

De manière à déterminer si la quantité de moulée disponible était semblable entre les traitements, nous avons utilisé l'ANOVA pour comparer la ration journalière théorique (R_{th}) entre les environnements. Nous avons utilisé l'ANCOVA à deux facteurs (forme x environnement, poids frais en covariable) de manière à déterminer si la R_{aj} d'une forme est plus élevée dans l'environnement pour lequel elle est le mieux adaptée. Les R_{th} et les R_{aj} ont été comparées à 16 mois entre les mâles et les femelles de manière à déterminer les effets possibles du sexe sur la ration. Le gain en poids frais de chaque individu varie de manière non linéaire avec le temps dans le calcul d'une R_{th} . Pour cette raison, il était irréaliste de comparer directement la R_{th} et la R_{aj} en fonction du temps à l'aide d'analyses statistiques conventionnelles. Des analyses de variance distinctes ont donc été réalisées au début des expériences (à 4 mois) et à la fin des expériences (à 16 mois) chez les individus, transférés ou non, pris séparément. La notion d'effet additif (i.e. même effet du génotype sur le phénotype dans tous les environnements) était respectée si le terme d'interaction forme x environnement

apparaissait non significatif (e.g. Via et Lande 1985). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SYSTAT 8.0.

Résultats

Morphologie

Les individus littoraux et pélagiques des trois expériences ont présenté des différences morphologiques significatives à l'âge de 4 mois (Tableau 2). La distribution des coordonnées canoniques des analyses de fonctions discriminantes illustre bien le degré de séparation entre les formes et montre des similitudes entre les expériences (Figure 2). Les critères morphologiques qui ont le mieux discriminé les formes dans les trois expériences ont été la longueur de la nageoire pectorale et de la nageoire dorsale (Figure 3). Au début des expériences (4 mois), les individus littoraux possédaient des nageoires pectorales et des dorsales plus longues que les individus pélagiques. Un mandibule long, une tête allongée et un corps étroit étaient des caractéristiques d'individus pélagiques dans deux expériences sur trois (Figure 3). Le pourcentage moyen de classification au groupe d'appartenance était de 74, 74 et 75 % dans les trois expériences respectivement.

La morphologie des mâles et des femelles à 12 et 16 mois (i.e. individus matures) divergeaient significativement (Tableau 3). Les différences morphologiques entre les sexes apparaissaient plus marquées au cours du développement (interaction longueur x sexe ; $p \leq 0.001$, Tableau 3). Les mâles possédaient un mandibule et un museau plus long que ceux des femelles. Les coefficients canoniques indiquent que les différences morphologiques sont principalement associées aux critères reliés à la tête (Tableau 3). Il n'existait aucune différence significative entre la morphologie des mâles et des femelles de 4 et 8 mois (i.e. individus immatures de moins de 160 mm; MANCOVA : sexe, $F = 1.35$, $p > 0.05$; sexe x longueur, $F =$

Tableau 2. Coordonnées canoniques moyennes standardisées (\pm erreur type) produites par l'analyse de fonction discriminante (AFD) sur la morphologie centrée et ajustée pour le sexe et la longueur. Le lambda de Wilks et la probabilité associée proviennent du résultat de l'AFD pour chaque expérience. Le tableau présente les R_{aj} moyennes (\pm erreur type) pour chaque forme, rapportées sur 100 jours. Les comparaisons ont été effectuées à 4 mois (début des expériences) entre les formes et pour chaque expérience séparément.

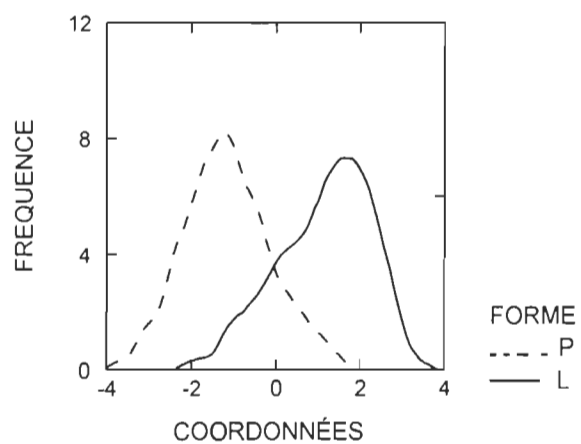
Exp. ¹	Forme	Coordonnées (\pm ES)	Lambda de Wilks	p	R_{aj} (g \bullet 100.j ⁻¹ \pm ES)	F	p
1 (30)	L	1.15 (0.19)	0.422	< 0.0001	2.02 (0.74)	4.2	> 0.05
	P	-1.15 (0.17)			2.06 (0.51)		
2 (30)	L	1.01 (0.21)	0.485	< 0.0001	1.78 (0.43)	0.95	> 0.05
	P	-1.01 (0.15)			1.75 (0.57)		
3 (30)	L	0.88 (0.17)	0.554	< 0.001	1.84 (0.53)	0.20	> 0.05
	P	-0.88 (0.19)			1.85 (0.53)		

¹ Les effectifs pour chaque forme sont entre parenthèses sous le numéro de chaque expérience.

Figure 2. À gauche, distribution lissée (tension = 0.5) des fréquences des coordonnées canoniques de l'analyse de fonction discriminante réalisée sur la morphologie ajustée à 4 mois (début des expériences). À droite, la ration journalière ajustée (R_{aj} ; $g \cdot j^{-1}$) entre les formes à 4 mois. Les pentes correspondent au taux de conversion alimentaire. Chaque expérience est comparée séparément. Voir le tableau 4 pour la taille des échantillons. L : individus littoraux; P : individus pélagiques.

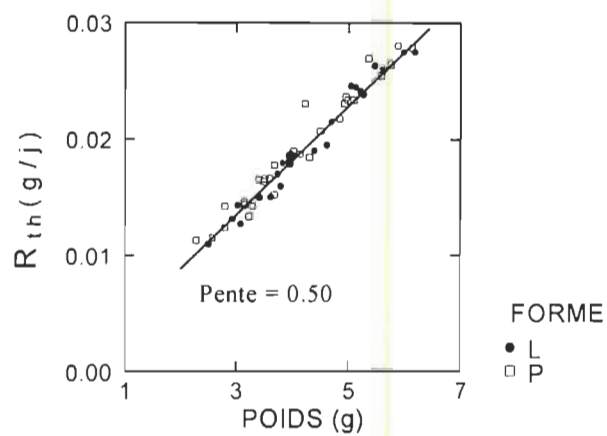
Morphologie (4 mois)

Expérience 1

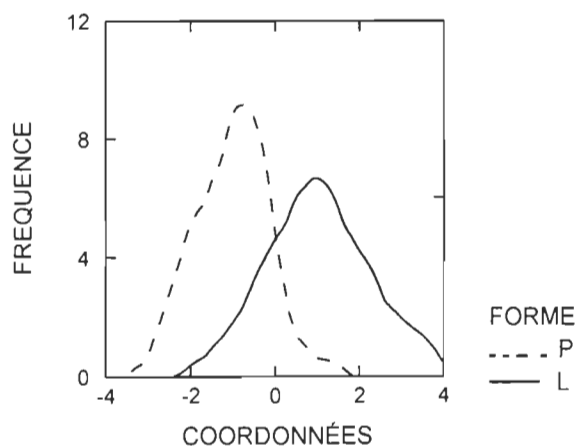


Ration journalière (4 mois)

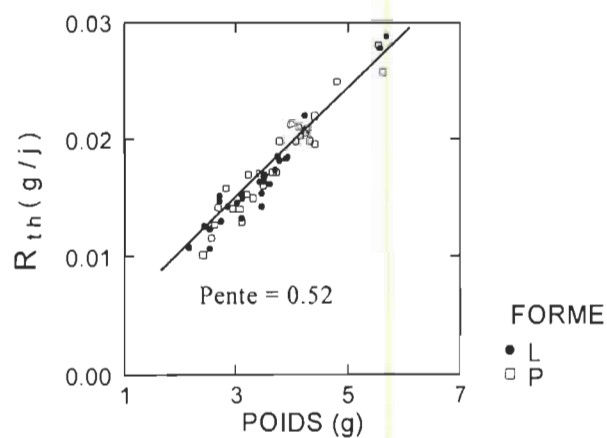
Expérience 1



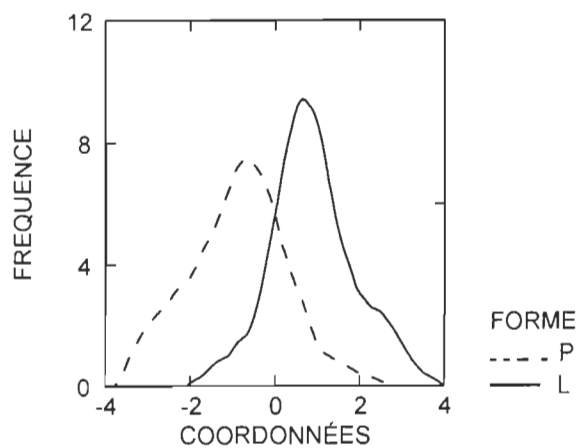
Expérience 2



Expérience 2



Expérience 3



Expérience 3

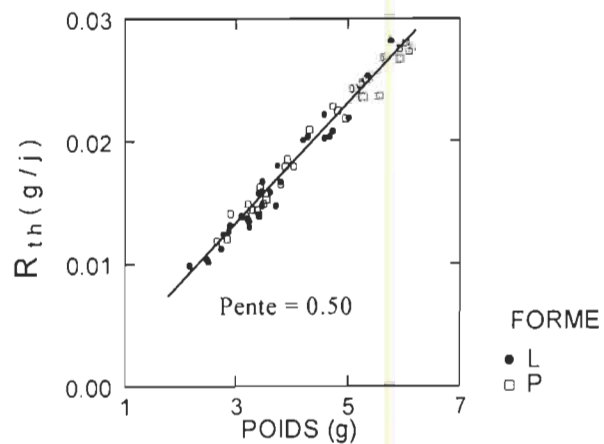


Figure 3. Classification canonique des variables de l'analyse de fonction discriminante réalisée sur les résidus des relations entre la longueur et un critère morphologique. Les coefficients canoniques sont standardisés pour la morphologie des jeunes issus des accouplements à 4 mois. MANDIB : longueur du mandibule; PECTO : longueur de la nageoire pectorale; DORSALE : longueur de la nageoire dorsale; LCORPS : largeur du corps; LTETE : longueur de la tête; HCORPS : hauteur du corps; BOUCHE : largeur de la bouche; HTETE : hauteur de la tête; PED : hauteur du pédoncule caudal et MUSEAU : longueur du museau. Les caractères en gras correspondent aux critères qui ont bien discriminé les formes dans un minimum de deux expériences.

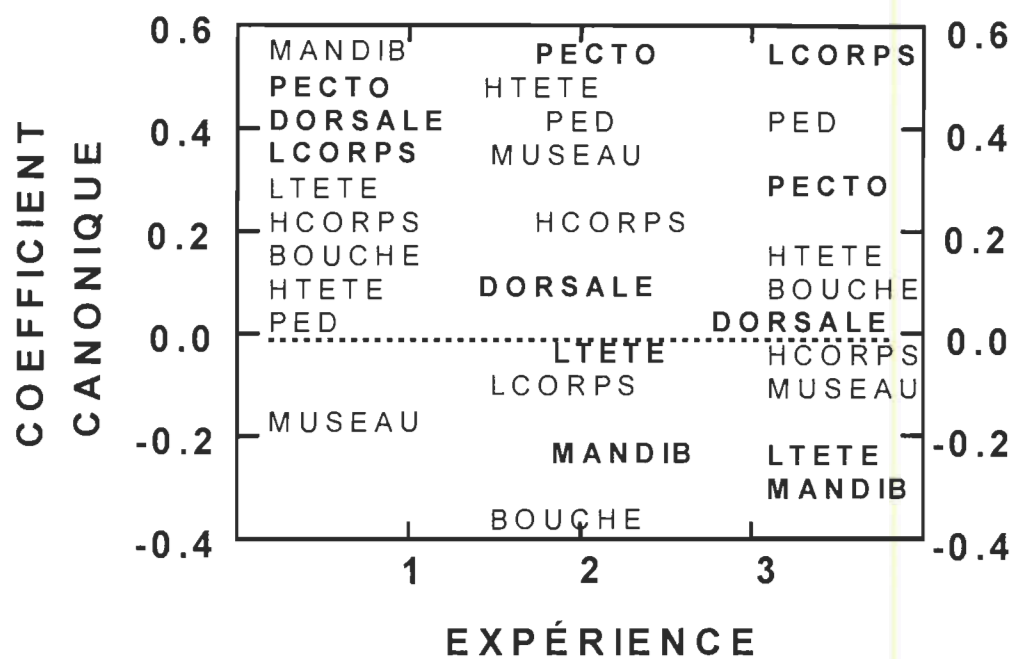


Tableau 3 . Analyse multivariée de covariance (MANCOVA) réalisée sur la morphologie des mâles et des femelles à 16 mois. Les valeurs sont les coefficients canoniques standardisés pour l'interaction longueur \times sexe. Les échantillons étaient de 440 femelles et 360 mâles pour les trois expériences combinées.

Variable morphologique	Coefficient canonique	F estimé	p
Hauteur Corps	0.328	7.82	≤ 0.001
Largeur Corps	0.320		
Nageoire Pectorale	0.080	Morphologie reliée au comportement de nage.	
Nageoire Dorsale	0.064		
Hauteur Pédoncule	0.017		
Longueur Tête	0.571		
Hauteur Tête	0.595		
Largeur Bouche	0.420	Morphologie reliée à la capture des proies.	
Longueur Museau	0.600		
Longueur Mandibule	0.869		

0.60, $p > 0.05$). Les échantillons pour cette dernière analyse étaient de 70 femelles et de 50 mâles. Nous n'avons attribué aucune variance au sexe chez les individus âgés de 4 et 8 mois dans nos analyses en raison de l'absence d'un effet du sexe sur la morphologie des individus immatures (< 160 mm).

Croissance

À l'exception de l'échantillon à 16 mois, les individus pélagiques de l'expérience 3 ont montré des tailles et des poids significativement plus élevés que ceux des individus littoraux (Tableau 4). Les longueurs et poids moyens des individus dans les expériences 1 et 2 ne présentaient pas de différences significatives entre les formes, bien qu'en général les tailles étaient plus grandes chez les individus pélagiques (Tableau 4). Les mâles étaient aussi significativement plus gros ($t = 2.85$, $p \leq 0.01$; 12 mois, $t = 4.85$, $p \leq 0.001$; 16 mois) et plus longs ($t = 2.46$, $p \leq 0.01$; 12 mois, $t = 4.75$, $p \leq 0.001$; 16 mois) que les femelles. La croissance sur 16 mois a différé significativement entre les environnements alors qu'elle ne différait pas entre les formes (Figure 4). L'absence d'interaction entre forme x environnement dans les analyses indiquait l'absence de différence dans la croissance entre les formes dans un même environnement ($F = 1.69$, $p > 0.05$).

L'effet d'une composante environnementale ou génétique s'est révélé fortement relié au facteur 2 de l'analyse en composante principale dans les trois expériences (Tableau 5). Les morphologies moyennes pondérées (MMP) sur le deuxième facteur différaient significativement entre les formes de 2.1, 2.5 et 6.2 mm pour les expériences 1 à 3 respectivement. De même, les MMP différaient significativement entre les environnements de 2.6, 5.1 et 7.1 mm sur ce même axe (Tableau 5). Les courbes lissées des distributions de fréquences et les centroïdes illustrent la dispersion des coordonnées sur le deuxième facteur

Tableau 4. Comparaison des poids moyens (g) et longueurs moyennes (mm) (écarts-types entre parenthèses) entre les formes pélagique et littorale dans les trois expériences et pour chaque intervalle de temps.

Exp.	Mois ¹	Variable	Littoral	Pélagique	t	p
1	0	Poids	0.16 (0.11)	0.35 (0.13)	4.93	≤ 0.001
		Long.	28.68 (5.14)	32.21 (4.95)	4.09	≤ 0.001
	4	Poids	4.84 (0.24)	4.91 (0.20)	0.48	> 0.05
		Long.	79.32 (1.27)	76.20 (0.95)	1.86	> 0.05
	8	Poids	11.11 (4.68)	11.32 (5.93)	0.21	> 0.05
		Long.	107.07 (13.89)	107.24 (19.77)	0.06	> 0.05
	12	Poids	40.62 (18.96)	43.24 (19.19)	0.74	> 0.05
		Long.	154.63 (23.29)	159.22 (18.61)	1.17	> 0.05
	16	Poids	61.87 (28.16)	58.22 (28.58)	0.87	> 0.05
		Long.	176.77 (23.00)	175.65 (20.45)	0.36	> 0.05
2	0	Poids	0.24 (0.08)	0.19 (0.16)	1.14	> 0.05
		Long.	32.62 (3.06)	29.52 (6.28)	2.01	> 0.05
	4	Poids	4.15 (0.13)	4.72 (0.22)	1.92	> 0.05
		Long.	75.02 (0.73)	74.74 (1.05)	0.36	> 0.05
	8	Poids	11.13 (4.26)	15.28 (6.54)	4.11	≤ 0.001
		Long.	108.17 (12.53)	116.93 (15.61)	3.39	≤ 0.001
	12	Poids	36.12 (14.34)	39.63 (18.69)	1.15	> 0.05
		Long.	149.43 (16.88)	152.98 (20.29)	1.04	> 0.05
	16	Poids	59.91 (30.66)	67.86 (25.40)	1.75	> 0.05
		Long.	174.31 (23.53)	182.75 (19.69)	2.42	> 0.05
3	0	Poids	0.30 (0.10)	0.33 (0.13)	0.85	> 0.05
		Long.	34.28 (3.67)	35.43 (5.12)	0.84	> 0.05
	4	Poids	4.04 (0.15)	4.95 (0.19)	3.78	≤ 0.001
		Long.	72.58 (0.89)	78.70 (0.99)	4.58	≤ 0.001
	8	Poids	10.87 (3.74)	13.57 (5.92)	2.99	< 0.01
		Long.	106.15 (11.37)	113.68 (16.29)	2.94	< 0.01
	12	Poids	29.97 (9.82)	35.88 (13.66)	2.73	< 0.01
		Long.	142.10 (15.64)	152.16 (19.07)	3.16	< 0.01
	16	Poids	58.55 (20.20)	58.62 (31.63)	0.02	> 0.05
		Long.	175.05 (16.16)	174.16 (20.76)	0.26	> 0.05

¹ Les effectifs étaient pour chaque expérience de 20, 30, 60, 60, et 80 individus par forme à 0, 4, 8, 12 et 16 mois respectivement.

Figure 4. Croissance pour la période comprise entre l'éclosion (0 mois) et la fin des expériences (16 mois). ANCOVA entre les formes (A) et les environnements (B) littoral (----) et pélagique (—) pour les trois expériences combinées. Les données représentent les moyennes pour chaque période d'échantillonnage. L'environnement a été attribué aléatoirement pour les périodes de 0 et 4 mois.

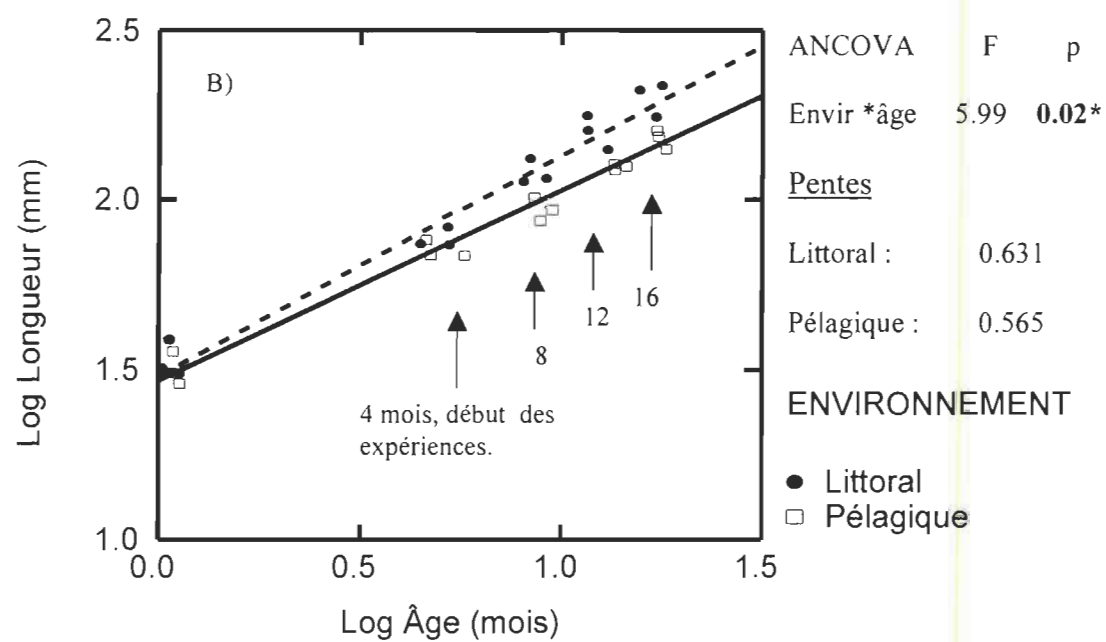
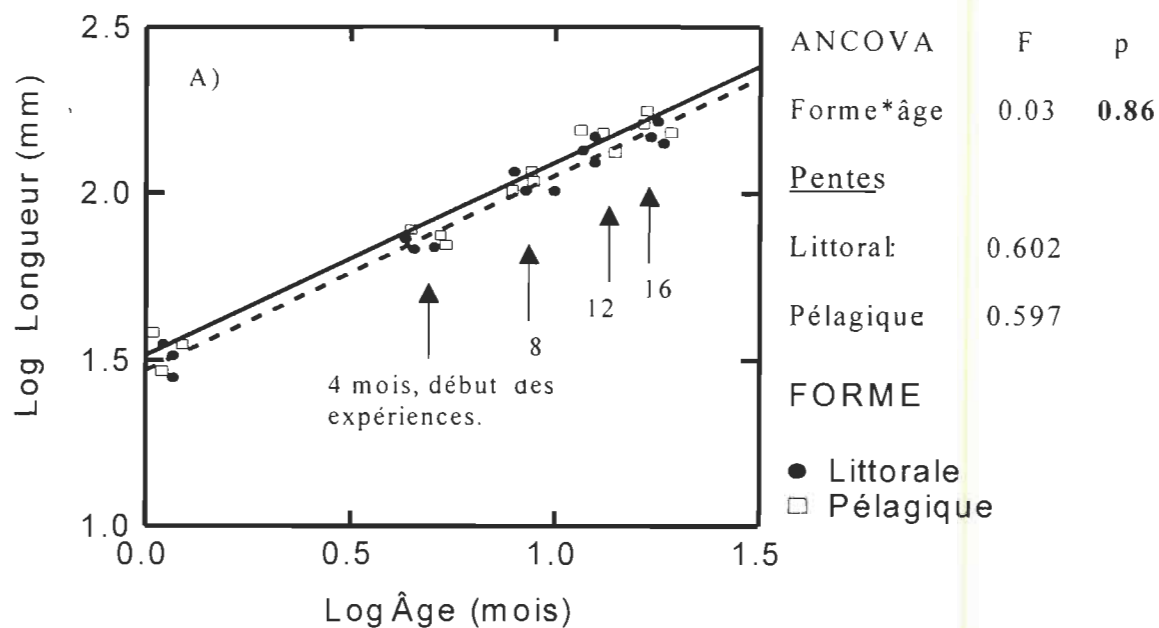


Tableau 5. Morphologies moyennes pondérées (MMP)¹ des individus non transféré sur les deux premiers facteurs de l'ACP. Données centrées et ajustées pour le sexe et la longueur à 8, 12 et 16 mois. ANOVA réalisée sur chaque facteur afin de tester l'effet de la forme, de l'environnement et l'interaction dans chaque expérience. Les écarts-types entre parenthèses se rapportent aux coordonnées canoniques de l'ACP et non aux MMP.

Exp. ³	Trait. ²	Facteur 1 (mm ± ET)	F	p	Facteur 2 (mm ± ET)	F	p
1	F-L	16.93 (1.02)	20.88	≤ 0.001	16.60 (1.02)	8.21	< 0.01
	F-P	14.21 (0.93)			14.50 (0.96)		
	E-L	15.24 (1.08)	1.19	> 0.05	17.66 (0.92)	28.64	≤ 0.001
	E-P	16.00 (0.91)			15.06 (1.01)		
	Interaction		0.66	> 0.05		1.75	> 0.05
2	F-L	13.83 (0.94)	18.89	≤ 0.001	16.75 (0.97)	20.51	≤ 0.001
	F-P	17.66 (1.02)			14.27 (0.99)		
	E-L	16.40 (1.00)	2.85	> 0.05	18.21 (0.89)	84.72	≤ 0.001
	E-P	14.92 (1.00)			13.15 (0.93)		
	Interaction		4.94	> 0.05		0.87	> 0.05
3	F-L	15.75 (0.97)	2.68	> 0.05	12.47 (0.94)	104.5	≤ 0.001
	F-P	14.81 (1.02)			18.74 (0.86)		
	E-L	14.11 (0.90)	9.54	< 0.01	11.83 (0.86)	140.1	≤ 0.001
	E-P	15.86 (1.08)			18.96 (0.89)		
	Interaction		5.83	> 0.05		2.26	> 0.05

¹ Les coordonnées canoniques moyennes ont été transformées: $MMP = (s \cdot \sum w_x / 10) + (\sum x_a / 10)$, où s est la coordonnée moyenne, w_x le coefficient canonique pour un critère morphologique sur l'axe retenu et x_a la moyenne d'un critère morphologique ajusté pour la longueur du corps.

² « E » environnement, « F » forme, « L » littoral et « P » pélagique.

³ Les effectifs étaient de 100 ind. par traitement (forme x environnement), par expérience.

des ACP, entre les effets de la forme et de l'environnement (Figure 5). Seul l'effet de la forme a été significatif sur le premier facteur des l'ACP dans les expériences 1 et 2 (Tableau 5). Le terme d'interaction n'est jamais apparu significatif dans toutes nos analyses. Les analyses ont expliqué dans l'ordre 34, 34 et 33 % de la variance sur le facteur 1 et 12, 14 et 16 % sur le facteur 2.

Les individus de forme ou d'environnement littoral étaient caractérisés par des nageoires pectorales longues et une nageoire dorsale plus longue que les individus de forme ou d'environnement pélagique (Figure 6 section de gauche). De plus, ces derniers possédaient un corps plus étroit, un mandibule et une tête plus longue que les individus à caractère littoral (Figure 6). Nous n'avons pas pu établir clairement de liens entre la morphologie, les coefficients canoniques, et les composantes forme et environnement sur le facteur 1 dans les trois expériences. Les coefficients canoniques sur ce facteur tendaient à maximiser la variance entre les individus et discriminaient peu la morphologie en lien avec la forme ou l'environnement (Figure 6). La variation intra groupes entre les intervalles de temps était systématiquement plus petite que la variation inter groupes au cours du temps dans les trois expériences (Figure 7).

À l'exception de l'expérience 3 où la différence a été trouvée significative, les différences entre les formes semblaient faibles chez les individus qui ont été transférés d'environnement (Tableau 6). Afin d'examiner la possibilité d'un renversement morphologique, nous avons comparé les changements des coefficients canoniques entre les individus non transférés et transférés. Les comparaisons ont porté sur les coefficients canoniques de la pectorale, de la dorsale, de la largeur du corps, du mandibule et de la longueur de la tête (Figure 6). Ces critères morphologiques ont été sélectionnés en s'appuyant sur les résultats obtenus pour la morphologie des individus non transférés (voir paragraphe

Figure 5. Dispersions et centroïdes (tension = 0.5) des coordonnées canoniques sur les deux premiers facteurs de l'ACP. Données centrées et ajustées pour le sexe et la longueur. Effet simple de la forme (à gauche) et de l'environnement (à droite). L'analyse combine la morphologie à 8, 12 et 16 mois dans chaque expérience séparément. Distributions lissées (kernel) des fréquences sur chaque facteur pour les individus pélagiques (----) et les individus littoraux (—). Les effectifs étaient de 100 individus par traitement (forme x environnement), par expérience. Les cercles foncés représentent les individus de forme (à gauche) et d'environnement (à droite) littoral. Les carrés clairs représentent les individus de forme et d'environnement pélagique.

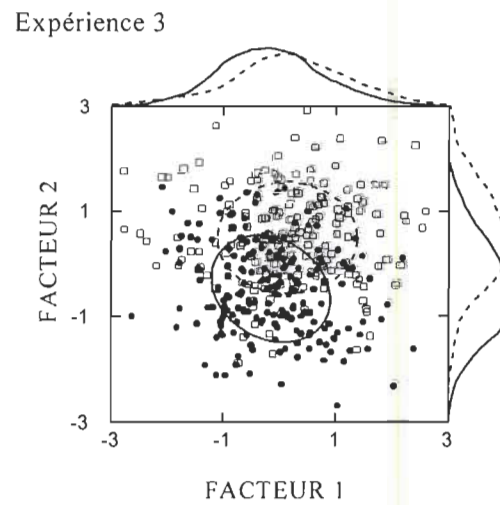
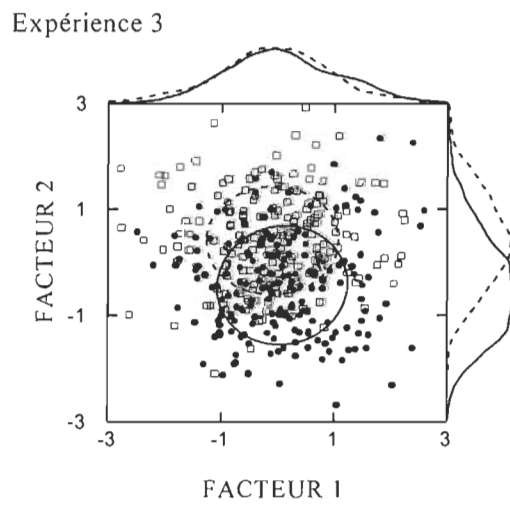
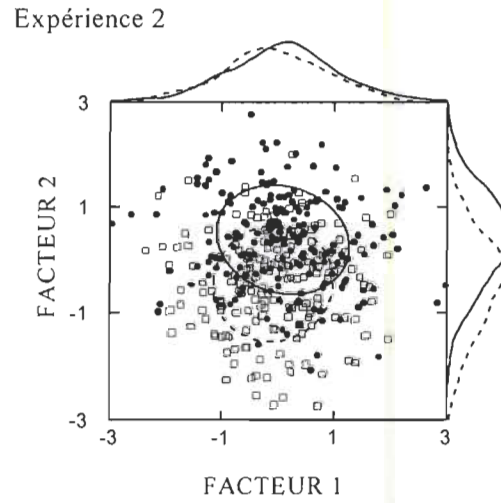
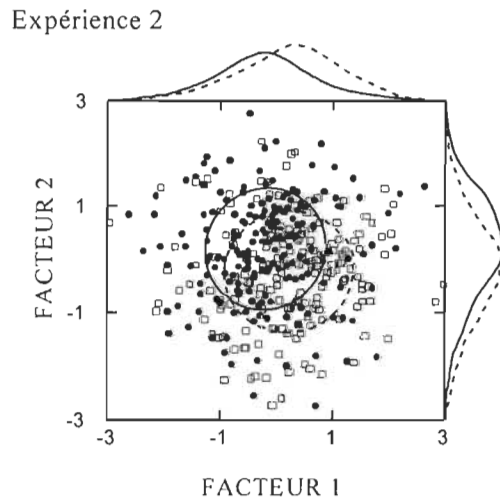
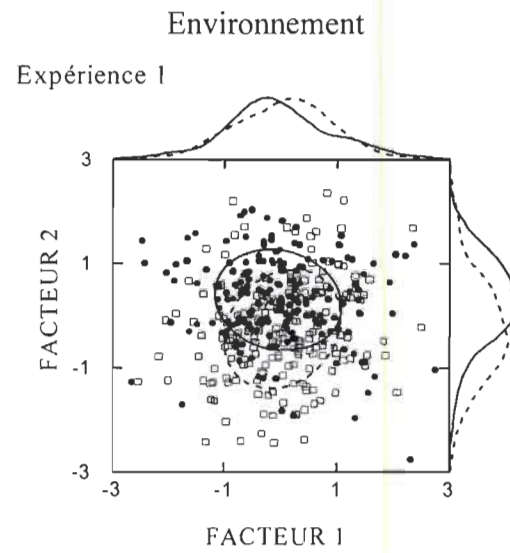
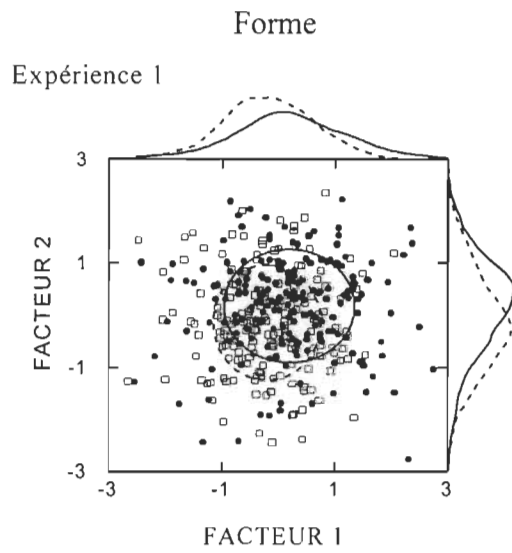
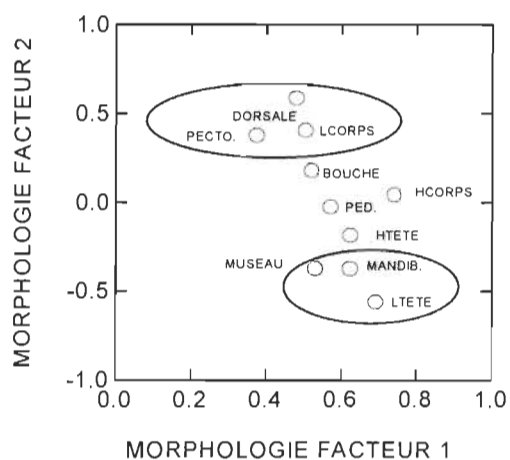


Figure 6. Coefficients canoniques des ACP réalisées sur les résidus des relations entre la longueur et un critère morphologique. Coefficients standardisés pour la morphologie des individus non transférés (à gauche) et transférés (à droite). Les ellipses identifient les critères morphologiques qui ont discriminé les formes dans au moins deux expériences à 4 mois. Les ellipses pour les critères MANDIB, LTETE et LCORPS n'apparaissent pas sur les figures de droite afin d'éviter les chevauchements. Se référer la figure 2 pour la description des codes.

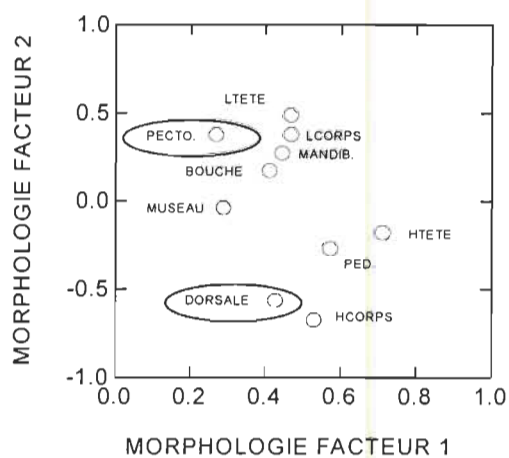
Individus non transférés

Expérience 1

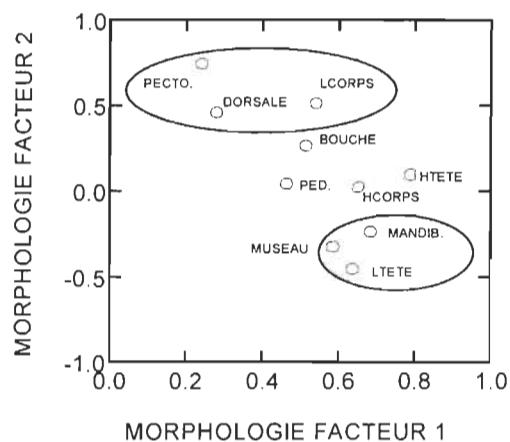


Individus transférés

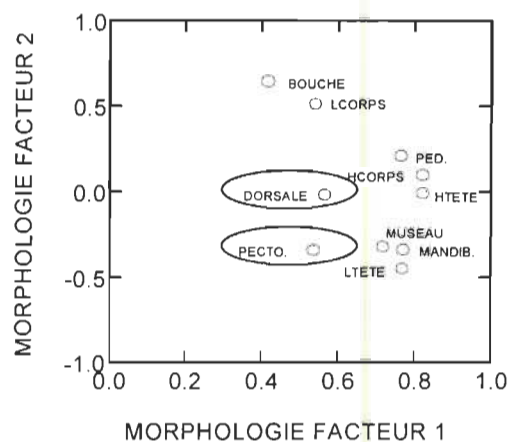
Expérience 1



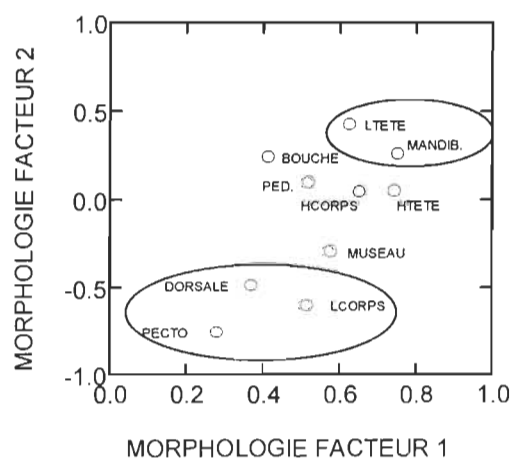
Expérience 2



Expérience 2



Expérience 3



Expérience 3

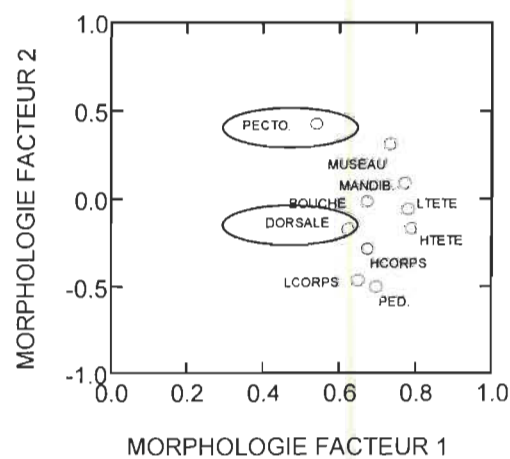
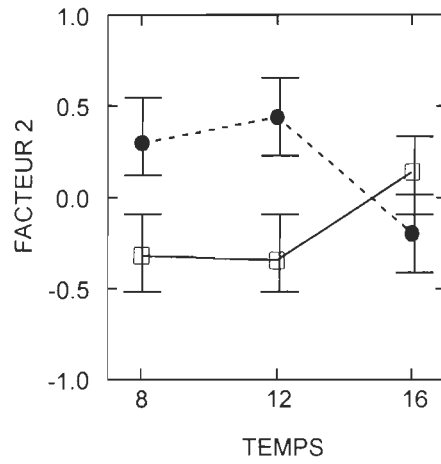


Figure 7. Moyennes centrées et ajustées (\pm erreur-type) des coordonnées canoniques pour la morphologie sur le facteur 2 des ACP, pour chaque expérience et chaque intervalle de temps (mois). Effet de la forme (à gauche) et de l'environnement (à droite). Les échantillons pour chaque traitement (forme x environnement) étaient de 30, 30 et 40 individus à 8, 12 et 16 mois respectivement. Les cercles foncés représentent les individus de forme (à gauche) et d'environnement (à droite) littoral. Les carrés clairs représentent les individus de forme et d'environnement pélagique.

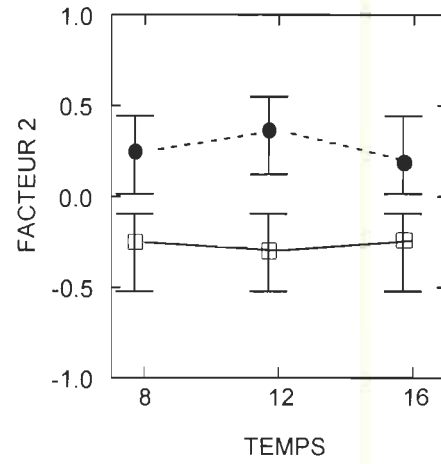
Forme

Expérience 1

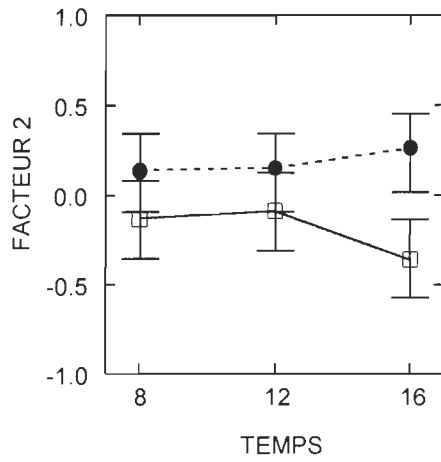


Environnement

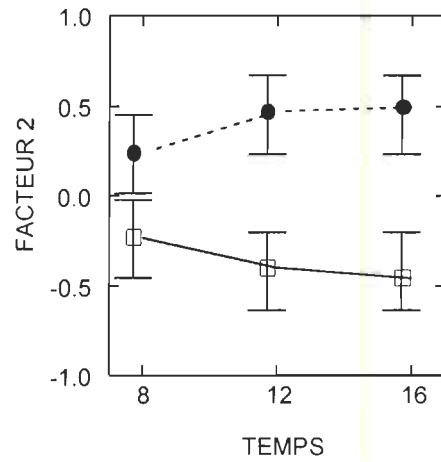
Expérience 1



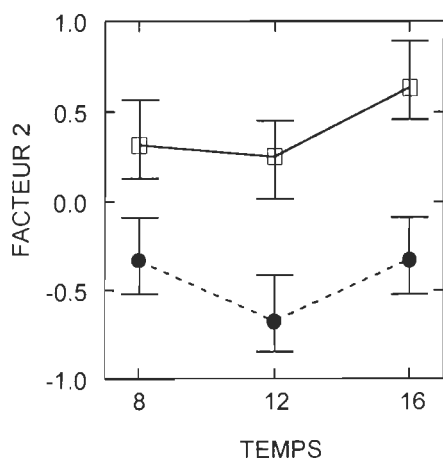
Expérience 2



Expérience 2



Expérience 3



Expérience 3

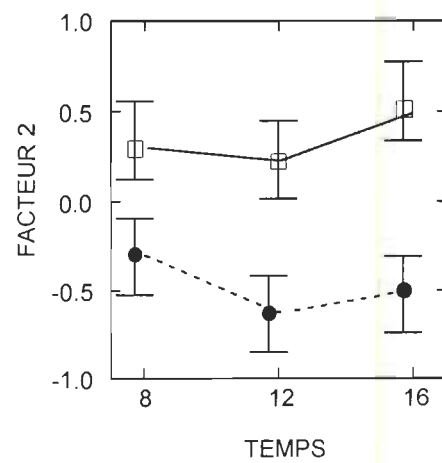


Tableau 6. Morphologies moyennes pondérées (MMP)¹ des individus transférés sur les deux premiers facteurs de l'ACP. Données centrées et ajustées pour le sexe et la longueur à 16 mois. ANOVA réalisée sur chaque facteur afin de tester l'effet de la forme, de l'environnement et l'interaction dans chaque expérience. Les écarts-types entre parenthèses se rapportent aux coordonnées canoniques de l'ACP et non aux MMP.

Exp. ³	Trait. ²	Facteur 1 (mm ± ET)	F	p	Facteur 2 (mm ± ET)	F	p
1	F-L	18.87 (0.90)	0.15	> 0.05	16.51 (1.03)	6.46	< 0.05
	F-P	18.18 (1.10)			21.10 (0.91)		
	E-L	18.44 (0.95)	0.01	> 0.05	17.10 (1.07)	3.37	> 0.05
	E-P	18.64 (1.05)			16.82 (0.90)		
	Interaction		0.42	> 0.05		1.83	> 0.05
2	F-L	21.63 (1.07)	8.22	< 0.01	19.32 (0.99)	0.76	> 0.05
	F-P	16.29 (0.85)			18.54 (1.01)		
	E-L	17.19 (0.78)	3.10	> 0.05	21.29 (0.89)	25.39	≤ 0.001
	E-P	20.46 (1.15)			16.79 (0.91)		
	Interaction		0.23	> 0.05		0.04	> 0.05
3	F-L	16.90 (0.99)	4.28	> 0.05	23.41 (1.04)	18.87	≤ 0.001
	F-P	19.20 (0.98)			14.58 (0.87)		
	E-L	17.23 (0.88)	2.17	> 0.05	13.37 (0.74)	35.56	≤ 0.001
	E-P	18.87 (1.10)			25.60 (1.05)		
	Interaction		0.12	> 0.05		2.32	> 0.05

¹ Les coordonnées canoniques moyennes ont été transformées: $MMP = (s \cdot \sum w_x / 10) + (\sum x_a / 10)$, où s est la coordonnée moyenne, w_x le coefficient canonique pour un critère morphologique sur l'axe retenu et x_a la moyenne d'un critère morphologique ajusté pour la longueur du corps..

² « E » environnement, « F » forme, « L » littoral et « P » pélagique.

³ Les effectifs étaient de 40 ind. par traitement (forme x environnement), par expérience.

précédent). Tout changement du signe mathématique d'un critère morphologique chez les individus transférés nous indiquait la présence d'un critère fixé. À l'opposé, les critères qui ne suivaient pas cette règle étaient déterminés plastiques. Seule la longueur de la nageoire pectorale est demeurée fixée suite au transfert d'environnement dans les expériences 2 et 3 (Figure 6). Les coefficients canoniques pour la longueur de la nageoire dorsale n'ont pas inversé leurs signe, mais ont montré des changements intermédiaires (renversement complet dans l'expérience 1 seulement) vers le signe opposé (Figure 6). En revanche, la largeur du corps, la longueur du mandibule et la longueur de la tête sont complètement renversés (Figure 6).

Ration journalière théorique

La ration journalière ajustée ne différait pas significativement entre les sexes : femelles, 8.49 (± 0.11) g/100j ; mâles, 8.22 (± 0.09) g/100j , $F = 3.48$; $p > 0.05$. Pour faciliter la l'interprétation des rations *per capita*, les moyennes (\pm erreur type) ont été rapportées sur 100 jours. Il n'y avait pas d'interaction significative dans la la ration journalière ajustée entre le sexe et la forme, ou entre le sexe et l'environnement ($p > 0.05$).

Nous n'avons constaté aucune différence significative de la ration journalière théorique ($p < 0.05$) et de la ration journalière ajustée entre les formes au départ des expériences (Tableau 2). La relation linéaire entre la R_{th} et le poids frais était homogène et montre qu'il n'y avait pas de différence dans la R_{aj} entre les formes dans les trois expériences (Figure 2). Les taux de conversion alimentaire étaient près de 0.5 dans les trois expériences (Figure 2).

À la fin des expériences (16 mois), la ration journalière théorique différait significativement entre les environnements dans les trois expériences (Tableau 7). Dans la

Tableau 7. La R_{th} et la R_{aj} des individus non transférés à 16 mois (fin des expériences). Comparaison réalisée entre les formes et entre les environnements et pour chaque expérience séparément. Les valeurs sont des moyennes *per capita* (\pm erreur type) rapportées sur une période de 100 jours.

Exp. ²	Trait. ¹	R_{th} (g • 100.j ⁻¹ \pm ES)	F	p	R_{aj} (g • 100.j ⁻¹ \pm ES)	F	p
1	F-L	7.46 (0.35)	0.15	> 0.05	7.51 (0.10)	5.13	> 0.05
	F-P	7.65 (0.36)			7.70 (0.09)		
	E-L	8.96 (0.35)	31.78	≤ 0.001	7.41 (0.06)	19.82	≤ 0.001
	E-P	6.15 (0.36)			7.79 (0.06)		
	Interaction		0.05	> 0.05		5.05	> 0.05
2	F-L	8.81 (0.37)	0.30	> 0.05	9.28 (0.11)	0.09	> 0.05
	F-P	9.10 (0.39)			9.33 (0.11)		
	E-L	11.47 (0.35)	87.44	≤ 0.001	9.28 (0.12)	12.71	≤ 0.001
	E-P	6.46 (0.41)			10.43 (0.15)		
	Interaction		0.01	> 0.05		5.40	> 0.05
3	F-L	8.07 (0.33)	0.01	> 0.05	8.70 (0.11)	42.65	≤ 0.001
	F-P	8.09 (0.32)			7.66 (0.11)		
	E-L	10.94 (0.31)	155.26	≤ 0.001	8.34 (0.13)	4.19	> 0.05
	E-P	5.23 (0.33)			7.89 (0.14)		
	Interaction		4.24	> 0.05		10.18	< 0.01

¹ « E » environnement, « F » forme, « L » littoral et « P » pélagique.

² Les effectifs étaient de 100 individus par traitement (forme x environnement), par expérience.

section supérieure droite des relations R_{th} -poids frais, on retrouve un regroupement d'individus élevés dans l'environnement littoral (Figure 8). Les individus élevés en environnement littoral ont eu accès à une plus grande quantité de nourriture (ration journalière) que les individus élevés en environnement pélagique. Nous n'avons trouvé aucune différence significative dans la R_{th} entre les formes à 16 mois (Tableau 7).

Après correction pour le poids frais, la R_{aj} a été significativement plus élevée dans l'environnement pélagique que dans l'environnement littoral dans les expériences 1 et 2 (Tableau 7). L'interaction significative entre les effets forme et environnement suggère le même résultat dans l'expérience 3, malgré l'absence d'un effet simple et significatif de l'environnement (Tableau 7). Enfin, la forme littorale dans l'expérience 3 a nécessité une ration journalière ajustée significativement plus grande que la forme pélagique dans l'environnement littoral (Tableau 7). Ce résultat suggère que les individus de forme littorale nécessitent une ration journalière plus importante que les individus de forme pélagiques, indépendamment du mode d'alimentation (i.e. pélagique vs benthique) ou de leur poids corporel. L'interaction significative indiquait par ailleurs que ce sont les individus de forme pélagique qui ont présenté les meilleures performances pour l'acquisition d'une ration journalière (R_{aj}) dans l'environnement pélagique (Tableau 7).

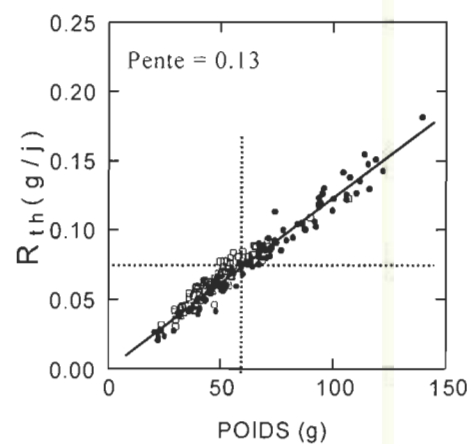
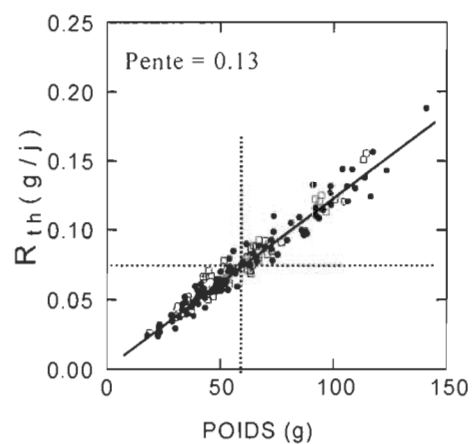
Un effet compensatoire dans la R_{th} a été réalisé dans les trois expériences suite aux 4 mois de transfert environnemental (Tableau 8). Cette observation est basée sur le fait qu'on observait une R_{th} significativement plus élevée dans les environnements littoraux avant le transfert d'environnement. Cet effet de l'environnement sur la R_{th} a été renversé suite au transfert d'individus dans la condition expérimentale opposée. Aucun effet simple de l'environnement n'est ressorti dans les expériences 1 et 2 ($p > 0.05$, Tableau 8). L'effet compensatoire dans la R_{th} le plus important est survenu dans l'expérience 3. Les individus

Figure 8. Ration journalière ajustée (R_{aj} ; $g \cdot j^{-1}$) des individus non transférés à 16 mois pour chaque expérience séparément. À gauche, l'effet de la forme (génotype) et à droite l'effet de l'environnement (phénotype). Les pentes correspondent au taux de conversion alimentaire. Les échantillons étaient de 40 individus par traitement (forme x environnement), par expérience. Les cercles foncés représentent les individus de forme (à gauche) et d'environnement (à droite) littoral. Les carrés clairs représentent les individus de forme et d'environnement pélagique.

R_{aj} : forme R_{aj} : environnement

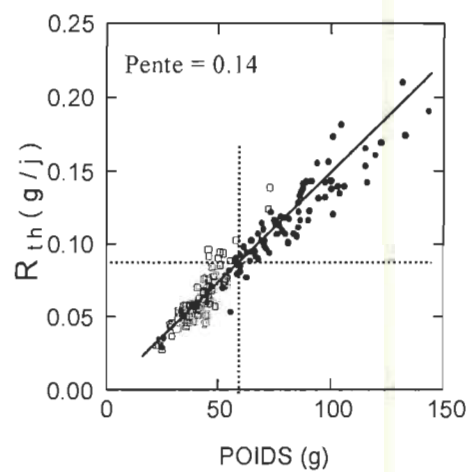
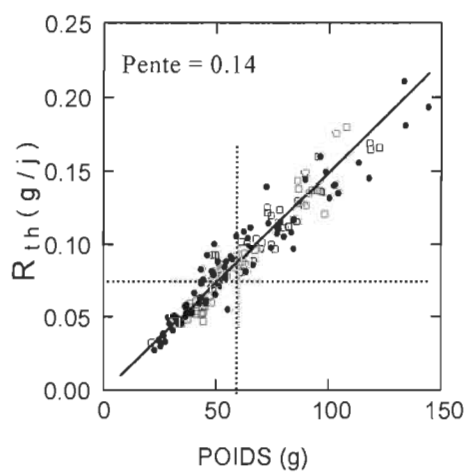
Expérience 1

Expérience 1



Expérience 2

Expérience 2



Expérience 3

Expérience 3

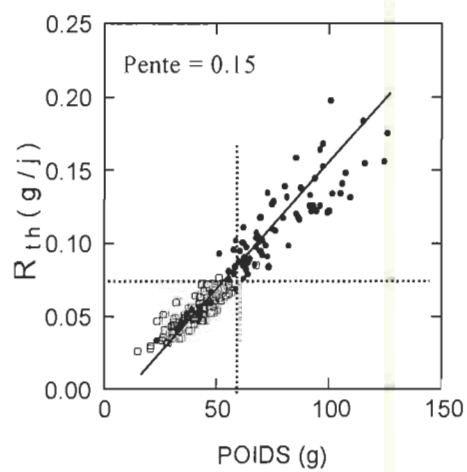
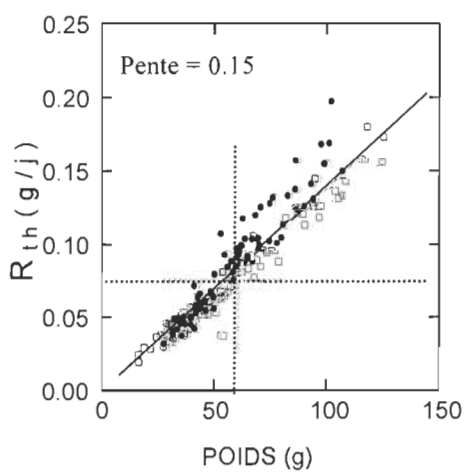


Tableau 8. La R_{th} et la R_{aj} des individus transférés à 12 mois. Comparaison réalisée entre les formes et entre les environnements à 16 mois et pour chaque expérience séparément. Les valeurs sont des moyennes *per capita* (\pm erreur type) rapportées sur une période de 100 jours.

Exp. ²	Trait. ¹	R_{th} (g • 100.j ⁻¹ \pm ES)	F	p	R_{aj} (g • 100.j ⁻¹ \pm ES)	F	p
1	F-L	6.73 (0.29)	1.32	> 0.05	6.35 (0.06)	10.20	< 0.05
	F-P	6.25 (0.30)			6.65 (0.07)		
	E-L	6.52 (0.30)	0.02	> 0.05	6.25 (0.06)	30.74	≤ 0.001
	E-P	6.46 (0.30)			6.75 (0.06)		
	Interaction		7.73	< 0.05		12.95	≤ 0.001
2	F-L	7.58 (0.29)	6.10	> 0.05	8.10 (0.11)	0.16	> 0.05
	F-P	8.70 (0.30)			8.17 (0.11)		
	E-L	7.76 (0.29)	3.87	> 0.05	7.95 (0.11)	5.90	> 0.05
	E-P	8.59 (0.30)			8.33 (0.10)		
	Interaction		9.87	< 0.05		3.40	> 0.05
3	F-L	6.41 (0.24)	2.23	> 0.05	6.99 (0.10)	19.19	≤ 0.001
	F-P	6.91 (0.23)			6.37 (0.10)		
	E-L	7.26 (0.23)	12.96	≤ 0.001	6.92 (0.09)	12.75	≤ 0.001
	E-P	6.06 (0.24)			6.44 (0.10)		
	Interaction		0.15	> 0.05		0.09	> 0.05

¹ « E » environnement, « F » forme, « L » littoral et « P » pélagique.

² Les effectifs étaient de 40 individus par traitement (forme x environnement), par expérience.

transférés dans l'environnement littoral y ont reçu une ration journalière théorique significativement plus importante que ceux dans l'environnement pélagique (expérience 3, Tableau 8). L'effet compensatoire dans la ration journalière entre les environnements indiquerait un accès limité à la ressource alimentaire dans les bassins pélagiques.

Les effets du transfert sur la ration journalière ajustée (R_{aj}) entre les formes et entre les environnements concordent avec les résultats obtenus sur les individus non transférés. La forme littorale a nécessité une ration journalière ajustée significativement plus élevée que la forme pélagique dans l'expérience 3 (Tableau 8). 4 mois après le transfert, l'environnement pélagique avait contribué à maintenir une R_{aj} plus élevée dans deux expériences sur trois. Le taux de conversion alimentaire chez les individus transférés était dans les expériences 1 à 3 de 0.12, 0.14 et 0.13. Ces taux ne différaient pas de ceux obtenus sur les individus non transférés dans les trois expériences.

Discussion

Morphologie

Les patrons de discrimination morphologique entre les formes étaient similaires dans les trois expériences et ont permis une forte re-classification des individus à l'intérieur de leurs groupes respectifs. Le cas classique d'une expérience croisée (angl.: reciprocal transplant experiment) cherche d'abord à sélectionner les critères utiles pour circonscrire la variation entre les écotypes, puis à maximiser leurs différences (Scheiner 1993). L'utilisation de jeunes de première génération élevés en laboratoire permet de détecter la présence de caractères déterminés génétiquement (Schluter 1996, Robinson et Wilson 1996). La longueur ajustée des nageoires dorsale et pectorale a été utilisée afin d'identifier les géniteurs pélagiques et littoraux sur le terrain. Ces deux critères, et spécialement la longueur de la nageoire pectorale,

discriminaient largement les jeunes formes littorale et pélagique âgées de 4 mois (i.e. au départ des expériences). Des études précédentes dans le même système ont d'ailleurs toujours trouvé une nageoire pectorale significativement plus longue chez les ombles littoraux que chez les ombles pélagiques (e.g. Bourke et al. 1997, Proulx et Magnan 2001). Des données récentes, compilées sur trois années d'échantillonnage au lac Ledoux (Réserve Mastigouche, Québec), s'appuient également sur les variations morphologiques des nageoires dorsale et pectorale pour identifier l'existence d'un isolement reproducteur temporel dans l'utilisation des sites de fraye (Magnan et al. en prep.). Les ombles littoraux arriveraient plus tôt que les ombles pélagiques sur les frayères (Magnan et al. en prep.). Dans la présente étude, il est intéressant de noter que les géniteurs de forme littorale ont tous été sélectionnés cinq jours avant qu'on ne réussisse à capturer puis identifier les géniteurs de forme pélagique au lac Ledoux. D'autre part, un mandibule long, une tête allongée et un corps étroit apparaissaient reliés à la forme pélagique dans deux expériences sur trois. La longueur du mandibule a des implications certaines au niveau de la taille et de la vitesse de fermeture de l'orifice de la bouche (Wainwright et Richard 1995). Par l'accroissement de la surface de capture, les individus avec des mandibules plus longs (i.e. pélagiques) seraient mieux adaptés que les individus littoraux à la capture de petites proies mobiles dans la colonne d'eau (Kotrschal 1989, Norton 1991). Il est raisonnable de supposer que les variations dans la longueur du mandibule modifient subtilement l'orientation d'une bouche terminale chez l'omble de fontaine. Les ombles dans l'environnement pélagique possédaient un mandibule plus long que les ombles dans l'environnement littoral. Nos résultats supportent donc que l'orientation de la bouche soit un indicateur de l'endroit (i.e. substrat vs. colonne d'eau) où sont capturées les proies dans l'environnement (Gatz 1979, Winemiller 1991). La largeur du corps et la longueur de la tête identifient une morphologie plus robuste chez la forme littorale et plus fusiforme chez la

forme pélagique. Ces traits sont associés énergiquement à une quête de nourriture plus locale, moins mobile en zone littorale et une nage plus soutenue en zone pélagique (Webb 1984, Norton 1991, Malmquist et al. 1992).

À compter du douzième mois, les mâles matures (>160 mm) présentaient une morphologie significativement différente des femelles de même taille. Les différences entre les sexes étaient surtout associées aux critères morphologiques plus étroitement reliés à la capture de proies soit, la longueur du museau, du mandibule et de la tête, la hauteur de la tête et la largeur de la bouche. Les mâles avaient une tête (hauteur et longueur) et une bouche (mâchoire supérieure, mandibule, largeur de l'ouverture buccale) plus grandes que les femelles. Si l'on assume que ces critères morphologiques sont globalement représentatifs des variations trophiques entre les individus (Gatz 1979, Tabachek 1988, Winemiller 1991), les mâles auraient accès à des proies de plus grande dimension que les femelles de même tailles en nature. De plus, le dimorphisme sexuel observé nous apparaissait ontogénique. Les différences morphologiques devenaient plus importantes avec l'accroissement de la taille des individus. Rarement à l'intérieur d'un polymorphisme trophique s'est-on cependant attardé au rôle écologique du sexe (Ehlinger 1990, Magurran et Garcia 2000). L'importance d'un dimorphisme sexuel sur les comportements non directement reliés à la reproduction pourrait être considérable chez les poissons. Chez les salmonidés, les mâles seraient entre autre plus gros, plus agressifs, plus mobiles lors de l'alimentation et plus vulnérables à la prédation que les femelles (Magurran et Garcia 2000). Dans la présente étude, les mâles âgés de 12 à 16 mois étaient en effet significativement plus gros que les femelles du même âge. Chez les *Salvelinus*, la littérature portant sur les variations d'alimentation entre les individus d'une même population néglige en règle générale les effets liés au sexe.

Croissance

Bien que les individus pélagiques aient conservé des tailles en général supérieures à celles des littoraux, la croissance différait principalement entre les environnements et indépendamment de la forme. La perte de moulée par le double fond grillagé des environnements pélagiques semble l'explication la plus plausible d'une telle différence dans la croissance. La distribution continue d'une moulée mobile dans l'environnement pélagique, comparativement à l'alimentation ponctuelle et passive dans les bassins littoraux, a probablement contribué à ces différences de croissances entre les environnements. Des modèles énergétiques ont démontré que l'efficacité d'utilisation de l'énergie pour la croissance et la composition corporelle n'est pas affectée par le nombre de rations alimentaires chez la truite arc-en-ciel (Azevedo et al. 1998). Par contre, une réduction dans la ration totale ingérée a mené vers une diminution significative du gain de poids chez ces mêmes individus (Azevedo et al. 1998). Dans nos expériences, le rapport énergétique optimal entre les particules ingérées et l'ouverture de la bouche était par conséquent susceptible de varier en relation avec la taille des individus (Wankowski 1979; Tabachek 1988). Une modification importante de ce rapport énergétique pourrait avoir des implications importantes dans l'estimation de la croissance. Nous avons donc établi en cours d'expérience un rapport moyen constant de 0.02 (± 0.001) entre le grain de moulée (mm) et la longueur du corps (mm) (Tableau 1). Ce rapport était près de l'optimum suggéré en aquaculture pour l'omble chevalier, une espèce semblable à l'omble de fontaine (Linnér et Brannas 1994). Les résultats d'Azevedo et al. (1998) et la stabilité du rapport taille des particules ingérées-longueur atténuent donc la possibilité d'un biais expérimental dans notre estimation de la ration journalière. On s'attendrait toutefois à ce que le polymorphisme observé induise des variations significatives dans la croissance entre les formes, entre les différents environnements. L'interaction non significative entre la forme et l'environnement

pour la croissance s'oppose ici à la prédiction qu'une spécialisation morphologique augmente les performances de croissance d'un écotype dans l'environnement pour lequel il est le mieux adapté (Stearns 1989; Day et McPhail 1996). L'absence de telles interactions significatives sur la croissance en expériences contrôlées est commun et cache généralement des différences énergétiques interindividuelles plus subtiles (Robinson et Wilson 1996; Proulx et Magnan 2001; Purchase et Brown 2001).

La longueur des nageoires pectorale et dorsale, la longueur du mandibule et de la tête ainsi que la largeur du corps ont contribué à séparer les individus littoraux et pélagiques, tant sur la base du facteur forme que du facteur environnement. L'intensité et la direction de ces cinq critères morphologiques est analogue aux résultats obtenus entre les formes au départ des expériences. Les corrélations entre ces traits indiquent qu'ils répondent simultanément et de manière concordante aux changements d'environnement, ce qui suppose la présence d'un lien entre la forme d'une structure et sa valeur fonctionnelle dans l'environnement (Schlichting 1989 Gotthard et Nylin 1995). Le calcul d'une morphologie moyenne pondérée (MMP) nous a permis de présenter une seule valeur morphométrique (mm) par traitement, pour les 10 critères morphologiques. L'écart moyen de la MMP, ajusté pour la variance sur le facteur 2 de l'ACP, a été de 0.25, 0.35 et 0.99 mm pour l'effet de la forme ainsi que de 0.31, 0.71 et 1.14 mm pour l'effet de l'environnement dans les trois expériences respectivement. Ces écarts moyens sont comparables à ceux retrouvés chez d'autres polymorphismes subtils d'espèces piscicoles (e.g. Meyer 1987, Ehlinger et Wilson 1988, Robinson et al. 1993, Chouinard et al. 1996, Ruzzante et al. 1998, Dynes et al. 1999). Les différences observées dans la longueur des nageoires dorsale et pectorale chez les ombles pélagiques et littoraux du lac Ledoux seraient par conséquent d'origine génétique. Il est en effet peu probable que des influences parentales

d'origine non génétique aient persisté au delà d'une année complète en conditions contrôlées (Meyer 1987, Purchase et Brown 2001).

Dans la majorité des exemples de polymorphismes trophiques subtils, on rapporte que les nageoires pectorales allongées seraient associées à une plus grande capacité aux mouvements de manœuvre chez les spécialistes benthiques (Meyer, 1987, Ehlinger et Wilson 1988, Chouinard et al. 1996, Robinson et al. 1993, Dynes et al. 1999). Par ailleurs, les nageoires pectorales courtes réduiraient la résistance au mouvement chez les spécialistes pélagiques lors d'une nage continue (Gatz 1979, Webb 1984, Winemiller 1991). Dans cette étude, les effets de la forme et de l'environnement sont stables à travers le temps (Figure 7). Les différences morphologiques se sont déterminées très tôt dans le développement des formes et se sont maintenues au cours du développement.

La composante de plasticité phénotypique explique néanmoins une proportion importante et significative de la variance dans nos expériences. Le transfert d'environnement fournit des informations sur la capacité et la vitesse de changement d'un critère morphologique. Pour qu'une plasticité phénotypique soit démontrée, un trait morphologique doit pouvoir se transformer complètement et s'adapter rapidement aux besoins du nouvel environnement (Scheiner 1993). Certaines structures morphologiques dites « plastiques » peuvent varier de manière rapide et directe en fonction de l'environnement, alors que d'autres dites « fixes » sont susceptibles de varier très peu, ou uniquement à certains stades du développement (Stearns 1989, Day et McPhail 1996). Parmi les cinq critères morphologiques mentionnés précédemment, les nageoires pectorales ainsi que la nageoire dorsale s'étaient assez peu transformées 4 mois après le transfert. Ce résultat suggère que ces structures se retrouvent fixées tôt dans le développement des deux formes (i.e. entre 0 et 12 mois). Il est par ailleurs possible que l'effet induit par le transfert d'environnement se traduise uniquement

après une plus longue exposition au changement (Day et McPhail 1996). Cette hypothèse est peu probable en raison de la courte période de croissance et d'alimentation active (environ 4 mois) aux latitudes des lacs du bouclier laurentien. Une réponse plastique aussi lente (supérieure à 4 mois) serait peu souhaitable et son maintien donc peu probable chez des individus faisant face à des fluctuations rapides des ressources au cours de leur saison de croissance. Les structures flexibles correspondaient à la largeur du corps et la longueur du mandibule. Chez les ombles d'élevage, la largeur du corps peut se modeler rapidement (1-2 semaines) en fonction de changements dans la vitesse du courant (Jobling 1995). Chez plusieurs espèces, la cinétique des muscles et la morphologie des os des mâchoires, tel le mandibule, montrent une forte plasticité phénotypique en lien avec la diète (Meyer 1987, Wimberger 1991, Wainwright et Richard 1995). Le mandibule était aussi le seul critère morphologique en lien étroit avec la dynamique de capture de proies mobiles ou sessiles. Les espèces du genre *Salvelinus* afficheraient un fort potentiel de plasticité phénotypique vis-à-vis la ressource alimentaire en nature (Noakes 1989; McLaughlin et al. 1994; Hutchings 1996). Chez les poissons, cette composante n'avait été évaluée que sur l'épinoche à trois épines, *Gasterosteus aculeatus*, (Day et McPhail 1996) et le crapet soleil, *Lepomis gibbosus* (Robinson et Wilson 1996).

Ration journalière théorique

Malgré des morphologies trophiques spécialisées, nous n'avons trouvé qu'une faible différence dans la ration journalière ajustée entre les sexes. En nature, les différences énergétiques entre mâles et femelles sont généralement attribuables aux écarts entourant l'investissement parental lors de la reproduction (Alcock 1993). Le stade de maturité atteint par nos individus âgés de 16 mois correspondait à celui d'individus immatures ou en

maturation sexuelle (stades 1 et 2) dans la classification de Nikolski (1962). C'est probablement pourquoi les mâles et les femelles d'omble de fontaine n'ont montré aucune différence dans leurs R_{aj} . De façon alternative, l'absence de différences significatives ne pouvait être attribuable à des effets confondants de la forme ou de l'environnement. Les différences énergétiques associées à l'apparition des activités sexuelles (Hutchings 1994), la mobilité (Magurran et Garcia 2000), le développement de caractères sexuels secondaires (Ehlinger 1990) ou l'agressivité (Adams et al. 1995) sont des aspects indéterminés et susceptibles d'influencer les variations dans la ration journalière entre les sexes.

Les différences morphologiques significatives ne semblent pas reliées à des variations dans l'efficacité d'alimentation entre les formes à 4 mois. La ration journalière ajustée, utilisée pour comparer la valeur adaptative des deux formes dans les différents habitats, assumait l'énergie du métabolisme de base, d'excrétion et de croissance comme égale chez tous les individus. Les différences inter individuelles étaient par conséquent le résultat de variations dans l'énergie allouée aux autres activités (e.g. alimentation, déplacement, agression). L'absence de différence dans la ration entre des individus dont les taux de conversion alimentaires étaient élevés (0.5) s'explique probablement par le fait qu'ils ont été nourris *ad libitum* dans des environnements homogènes, pendant les 4 premiers mois suivant l'éclosion.

Tout comme les résultats de croissance entre les environnements, ceux de la ration journalière théorique *per capita* soutiennent la notion que les individus élevés dans l'environnement pélagique ont eu accès à une moins grande quantité de moulée que ceux élevés dans l'environnement littoral. Ce résultat vient confirmer qu'il y a bien eu une perte de moulée sous le fond grillagé des bassins pélagiques.

L'environnement pélagique, principalement caractérisé par de fines particules de moulée en mouvement dans la colonne d'eau, augmentait significativement la ration

journalière ajustée des individus, indépendamment de leur forme (expériences 1, 2 et 3 [interaction significative]). Ce résultat suggérerait qu'une alimentation zooplanctonique en nage continue dans la colonne d'eau serait moins bénéfique en énergie que l'alimentation passive sur des larves d'insectes en zone littorale. Cependant, la présence d'individus transférés dans les différents environnements a certainement modifié les performances alimentaires des individus non transférés pour un même environnement. Nous croyons que la présence d'individus transférés, qui possédaient une morphologie intermédiaire par rapport aux individus non transférés (e.g. réponse plastique du mandibule et de la largeur du corps; voir paragraphes précédents), a eu un impact indéterminé sur les rations alimentaires des ombles. C'est pourquoi les différences observées dans l'efficacité d'alimentation entre les environnements doivent être considérées avec prudence.

Dans l'expérience 3, les individus de forme littorale ont montré une ration journalière ajustée significativement plus élevée que les individus pélagiques. Cet écart entre les formes était d'ailleurs significativement plus marqué dans l'environnement littoral et de sens opposé dans l'environnement pélagique. Les individus littoraux dans l'environnement littoral (LL) ont mieux fait dans la prise quotidienne de nourriture (R_{aj}) que les individus pélagiques dans l'environnement littoral (PL). À l'inverse, ce sont les individus pélagiques (PP) qui ont mieux fait que les individus littoraux (LP) dans l'environnement pélagique. L'expérience 3 était par ailleurs l'expérience ayant montré les différences morphologiques les plus importantes entre les traitements. Ces éléments supportent que les différences morphologiques ont une valeur adaptative. Toutefois, l'impact de la cohabitation d'individus transférés et non transférés de même forme, dans un même environnement (16 mois), sur les rations journalières est indéterminé et a pu être important. Cependant, l'efficacité alimentaire entre les formes a été significativement plus élevée chez les individus littoraux, tant chez les individus transférés que

chez les individus non transférés. Proulx et Magnan (2001) ont récemment démontré, dans des enclos en nature, la présence d'une relation entre des descripteurs physiologiques et morphologiques sur des ombles juvéniles provenant du même lac (i.e. lac Ledoux). Le preferendum thermique (Kelsch 1996), l'hétérogénéité physique des habitats (Meyer 1987, Ehlinger et Wilson 1988) et les interactions hiérarchiques (Ringler, 1982, Jobling 1985) sont autant de facteurs susceptibles de générer des différences d'alimentation entre les formes. Ces facteurs influencent toutefois assez peu la ration journalière ajustée en expériences contrôlées.

Le changement dans l'acquisition d'une ration journalière a été complet dans les expériences 1 à 3. Une compensation dans le volume des rations alimentaires est fréquemment observée chez les salmonidés nourris sous le niveau de saturation alimentaire pendant un certain temps (Miglav et Jobling 1989). L'hyperphagie ou encore l'accroissement des taux de conversion alimentaire sont généralement invoqués comme les mécanismes responsables d'une augmentation du volume des rations (Miglav et Jobling 1989). La quantité totale de moulée disponible et les taux de conversion alimentaire étant considérés égaux dans un même environnement, les amplitudes du changement dans la R_{th} seraient reliées au potentiel de plasticité trophique dans les trois expériences. Cette plasticité trophique s'est effectivement révélée importante dans les trois expériences (Tableau 7 et 8). Les variations dans la R_{aj} répondaient bien à la flexibilité des structures morphologiques, même si certains traits sont apparus plus fortement fixés que d'autres. Day et McPhail (1996) rapportent notamment que pour démontrer une contribution adaptative, la plasticité morphologique doit pouvoir s'ajuster rapidement aux changements de l'environnement. Notre système expérimental ne permettait pas de dissocier la plasticité morphologique de la plasticité comportementale comme le suggèrent Day et McPhail (1996) dans leur étude. Nous assumons donc que la valeur

fonctionnelle du polymorphisme était étroitement corrélée à la morphologie et au comportement.

Conclusion

Le principe selon lequel un polymorphisme trophique stable peut ultimement mener à la spéciation s'appuie sur la sélection divergente en faveur d'un phénotype extrême (Schluter et McPhail 1992; Skulason et Smith 1995; Ruzzante et al. 1998). Il faut répondre à quatre critères précis pour déterminer qu'un polymorphisme trophique est évolutif et mène vers le déplacement de caractères (e.g. Schluter et McPhail 1992; Robinson et Wilson 1994) : 1) Il existe une relation fonctionnelle entre les différences phénotypiques et l'utilisation de la ressource alimentaire, 2) les différences phénotypiques ont une base génétique, 3) les différences phénotypiques augmentent les performances d'un écotype dans l'environnement pour lequel il est le mieux adapté, et 4) il existe des évidences d'une compétition pour la ressource entre les écotypes sympatriques. Nous croyons avoir démontré dans cette étude des évidences en accord avec les trois premiers critères. 1) Les formes littorale et pélagique possédaient une morphologie mieux adaptée à l'utilisation de leurs environnements respectifs. Ce résultat suggère une relation entre un trait morphologique et sa fonction dans l'environnement. 2) L'effet d'une composante génétique au polymorphisme trophique a été démontré. Les nageoires pectorale et dorsale ont montré une faible plasticité phénotypique, ce qui suggère la présence de traits génétiquement fixés entre les deux formes. 3) Dans une des expériences (i.e. expérience 3), la ration journalière ($g \cdot J^{-1} \cdot g$ de poids frais⁻¹) ingérée dans l'environnement littoral par les individus littoraux était significativement plus grande que la ration ingérée par les individus pélagiques dans ce même environnement. Une meilleure efficacité dans l'acquisition de nourriture augmenteraient la valeur adaptative d'un individu.

En terminant, afin de dissocier l'effet de la morphologie de celui du comportement, il apparaît nécessaire de mesurer la composante comportementale dans notre système. D'autre part, les rôles du sexe non directement associés aux activités de reproduction entre les individus d'une même population, ainsi que les mécanismes impliqués dans l'isolement reproducteur des formes, ouvrent la voie à des avenues de recherche prometteuses.

Desensemencements d'omble de fontaine juvénile provenant de différentes souches, ont été réalisés en 1971 (Inconnue), 1980 (E-bait 79-75), 1984 (Grand-lac des baies 81-84) et 1989 (Bourassa 89) au lac Ledoux. Nous ne connaissons pas l'influence de cesensemencements sur la structure génétique de la population. Une étude actuellement en préparation, portant sur l'utilisation des frayères par les géniteurs mâle et femelle des deux formes au lac Ledoux, permettra peut-être de mieux identifier l'impact de cesensemencements sur cette population. L'introduction de nouveaux gènes au lac Ledoux ne remet pas en cause l'existence d'un polymorphisme trophique, ni les résultats trouvés sur la morphologie, la physiologie et le comportement des deux formes. Les différences phénotypiques entre les formes dans ce systèmessont maintenant des faits bien établis (Venne et Magnan 1995, Bourke et al. 1997, 1999, Dynes et al. 1999, Proulx et Magnan 2002, Caron et al. en prep.). L'introduction de nouveaux gènes par l'ensemencement met cependant un bémol au dernier des quatre critères visants à déterminer le caractère évolutif d'un polymorphisme trophique (voir ci-haut). Il est en effet possible que la compétition pour une ressource alimentaire ne soit pas à l'origine du polymorphisme trophique observé au lac Ledoux. Des résultats similaires à ceux obtenus pour la morphologie des deux formes au lac Ledoux, ont été trouvés chez d'autres populations d'omble de fontaine de la même région. La présence récurrente de deux formes associées à l'utilisation de la zone pélagique et de la zone

littorale d'un lac, portent à croire que le polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine est commun dans les lacs du bouclier laurentien.

Remerciements

Nous remercions J. Adams et C. Cossette pour tout le temps passer à s'occuper des poissons au cours des expériences en laboratoire. Je tiens également à dire merci aux étudiants du Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques (LRCA) qui ont participé à l'échantillonnage des géniteurs sur le terrain. Merci à M. Caron, M-H. St-Laurent et G. Lapierre pour leur soutien. Nous souhaitons remercier spécialement P. East pour ses judicieux conseils sur les principes d'élevage en laboratoire. Dr M. Rodriguez fut d'une aide précieuse pour les questions d'ordre statistique et autres. Ce projet a été financé par des subventions de recherche accordées à P. Magnan par le Centre de Recherche en Science Naturelle et Génie (CRSNG) du Canada. R. Proulx était supporté par une bourse d'étude graduée offerte par la Fondation Universitaire du centre du Québec à Trois-Rivières.

Références

- Adams, C.E., Huntingford, F.A., Krcal, P., Jobling, M. et Burnett, S.J. (1995). Exercise, agonistic behaviour and food acquisition in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Environmental Biology of Fishes* 43, 213-218.
- Alcock, J. (1995). *Animal Behaviour: An Evolutionary Approach*. Fifth Edition. Sinauer Associates, Sunderland, U.S.A. 625 pp.
- APHA (American Public Health Association), American Water Works Association, and Water Pollution Control Federation. (1989). *Standard methods for the examination of water and wastewater*, 17th edition. APHA, Washington, D.C.

- Azevedo, P.A., Young Cho, C., Leeson, S. Bureau, D.P. (1998). Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Living Resources*. 11(4), 227-238.
- Bailey, R.E., Irvine, J.R., Dalziel, F.C., Nelson, T.C. (1998). Evaluations of visible implant fluorescent tags for marking coho salmon smolts. *North American Journal of Fisheries Management* 18, 191-196.
- Bernatchez, L., Chouinard, A., Lu, G. (1999). Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation : Whitefish, *Coregonus* sp., as a case study. *Biological Journal of the Linnean Society* 68, 173-174.
- Bourke, P., Magnan, P., Rodriguez, M.A. (1997). Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* 51, 783-794.
- Bourke, P., Magnan, P., Rodriguez, M.A. (1999). Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology* 13, 19-31.
- Cho, C.Y., Slinger, P., Bayley, H.S. (1982) Bioenergetics of salmonid fishes : Energy intake, expenditure and productivity. *Comparative Biochemistry and Physiology* 73B, 25-41.
- Cho, C.Y. et Bureau, D.P. (1998). Development of bioenergetic models and the Fish-PrFEQ software to estimate production, feeding ration and waste output in aquaculture. *Aquatic Living Resources* 11(4), 199-210.
- Chouinard, A., Pigeon, D., Bernatchez, L. (1996). Lack of specialization in trophic morphology between genetically differentiated dwarf and normal forms of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill) in Lac de l'Est, Québec. *Canadian Journal of Zoology* 74, 1989-1998.

- Day, T., McPhail, J.D. (1996). The effect of behavioural and morphological plasticity on foraging efficiency in the threespine stickleback (*Gasterosteus* sp.). *Oecologia* 108, 380-388.
- Dynes, J., Magnan, P., Rodriguez, M.A. (1999). Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Journal of Fish Biology* 54, 955-972.
- Ehlinger, T.J. (1990). Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* 71, 886-896.
- Ehlinger, T.J. ,Wilson, D.S. (1988). Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 85, 1878-1882.
- Fleming, I.A. , Jonsson, B. et Gross, M.R. (1994). Phenotypic divergence of sea-ranched farmed, and wild salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 2808-2821.
- Gatz, A.J.,Jr. (1979). Community organisation in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60, 711-718.
- Gotthard, K. ,Nylin, S. (1995). Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation : selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* 74, 3-17.
- Hutchings, J.A. (1996). Adaptive phenotypic in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories. *Écoscience* 3, 25-32.
- Jobling, M. (1985). Physiological and social constraints on growth of fish with special reference to arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. *Aquaculture* 44, 83-90.
- Jobling, M. (1995). Feeding of charr in relation to aquaculture. *Nordic Journal of Freshwater Resources* 71, 102-112.

- Kelsh, S. (1996). Temperature selection and performance by Bluegills : Evidence for selection in response to available power. *Transactions of the American Fisheries Society* 125, 948-955.
- Kotrschal, K. (1989). Trophic ecomorphology in eastern Pacific blennioid fishes : character transformation of oral jaws and associated change of their biological roles. *Environmental Biology of Fishes* 24, 199-218.
- Legendre, P. & L. Legendre. (1998). *Numerical Ecology* (2nd). Developments in Environmental Modelling. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.
- Linnér, J. ,Brännäs, E. (1994). Behavioral response to commercial food of different size and self-initiated food size selection by arctic charr. *Transactions of the American Fisheries Society* 123, 416-422.
- Magurran, A.E., Garcia, C.M. (2000). Sex differences in behaviour as an indirect consequence of matin system. *Journal of Fish Biology* 57, 839-857.
- Malmquist, H.J., Snorrason, S.S., Skúlason, S., Jonsson, B., Sandlund, O.T. et Jónasson, P.M. (1992). Diet differentiation in polymorphic Artic charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology* 61, 21-35.
- McLaughlin, R.L., Grant, James.W.A., Kramer, D.L. (1994). Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in still-water pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 268-278.
- Meyer, A. (1987). Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. *Evolution* 41(6), 1357-1369.

- Miglav, I. et Jobling, M. (1989). The effect of feeding regime on proximate body composition and patterns of energy deposition in juvenile Artic charr, *Salvelinus alpinus*. Journal of Fish Biology 35, 1-11.
- Nikolski, G.V. (1962). On some adaptations to the regulation of population density in fish species with different types of stock structure. In : E.D. LeCren and M.W. Holdgate (eds.) The exploitation of natural animal populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation Québec (1990). Atelier de travail sur la génétique des salmonidés d'élevage au Québec. Cahier de conférences. Gouvernement du Québec, Québec. 81 pp.
- Noakes, D.L.G. (1989). Early life history and behaviour of charrs. Physiology and Ecology Japan, Spec. 1, 173-186.
- Norton, S.F. (1991). Capture success and diet of cottid fishes : the role of predator morphology and attack kinematics. Ecology 72, 1807-1819.
- Norton, S.F., Luczkovich, J.J., Motta, P.J. (1995). the role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. Environmental Biology of Fishes 44, 287-304.
- Piper, R.G., I.B. McElwain, L.E. Orme, J.P. McCraren, L.G. Fowler, J.R. Leonard. (1982). Fish hatchery management. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington. 517 pp.
- Proulx, R. et Magnan, P. (2001). Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open water habitat. Environmental Biology of Fishes In Press.

- Purchase, C.F. et Brown, J.A. (2001). Stock-specific changes in growth rates, food conversion efficiencies, and energy allocation in response to temperature change in juvenile Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* 58, 36-52.
- Rice, W.R. et Hostert, E.E. (1993). Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years ?. *Evolution* 47(6), 1637-1653.
- Ringler, N.H. (1982). Variation in foraging tactics of fishes. *In* : David L.G. Noakes et al. (eds.), *Predators and prey in fishes*. pp. 159-171.
- Robinson, B.W., Wilson, A.S., Margosian, A.S. et Lotito, P.T. (1993). Ecological and morphological differentiation by pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evolutionary Ecology* 7, 451-464.
- Robinson, B.W. et Wilson, D.S. (1996). Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* 10, 631-652.
- Robinson, B.W. et Wilson, D.S. (1994). Character release and displacement in fishes: A neglected literature. *American Naturalist* 144, 596-627.
- Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Cussac, V.E., Macchi, P.J., Alonso, M.F. (1998). Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces : Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* 65, 191-214.
- Scheiner, S.M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review in Ecology and Systematics* 24, 35-68.
- Schlichting, C.D. (1989) Phenotypic integration and environmental change. *Bioscience* 39, 460-464.
- Schluter, D. et McPhail, J.D. (1992). Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *American Naturalist* 140, 85-108.

- Schluter, D. (1996). Ecological causes of adaptive radiation. *American Naturalist* 148, S40-S63.
- Skúlason, S., Snorrason, S.S., Ota, D. et Noakes, D.L.G. (1993). Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Animal Behaviour* 45, 1179-1192.
- Skúlason, S. et Smith, T.B. (1995). Resource polymorphism in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 366-370.
- Stearns, S.C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39, 436-445.
- Tabachek, J.L. (1988). The effect of feed particle size on growth and feed efficiency of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture* 71, 319-330.
- Tabachnick, B.G. et Fidell, L.S. (1996). Using multivariate statistics. HarperCollins College Publishers. 880 pp.
- Taylor, E.B. (1999). Species pairs of north temperate freshwater fishes : Evolution, taxonomy, and conservation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9, 299-324.
- Thorpe, J.E. et Young Cho, C. (1995). Minimising waste through bioenergetically and behaviourally based feeding strategies. *Water Science and Technology* 31, 29-40.
- Venne, H. et Magnan, P. (1995). The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* 46, 669-686.
- Via, S. et Lande, R. (1985). Genotype-environment interaction and the coevolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39, 505-522.
- Wainwright, P.C. et Richard, B.A. (1995). Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44, 97-113.

- Wankowski, J.W.J. (1979). Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile atlantic salmon, *Salmo salar*. Journal of Fish Biology 14, 89-100.
- Webb, P.W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. American Zoologist 24, 107-120
- Wilkinson, L. (1998). SYSTAT 8.0 Statistics. Evanston, IL : SYSTAT, Inc. 1086 pp.
- Wimberger, P.H. (1991). Plasticity of jaw and skull morphology in the neotropical cichlids *Geophagus brasiliensis* and *G. steindachneri*. Evolution 45(7), 1545-1563.
- Wimberger, P.H. (1992). Plasticity of fish body shape : treatment effect of diet, development, family and age in two species of *Geophagus* (Pisces : Cichlidae). Biological Journal of the Linnean Society 45, 197-218.
- Winemiller, K.O. (1991). Ecolomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. Ecological Monographs 61, 343-365.

RÉFÉRENCES NON CITÉES DANS LE CHAPITRE PRINCIPAL

- Andrew, J.H., Jonsson, N., Jonsson, B., Hindar, K., Northcote, T.G. (1992). Changes in use of lake habitat by experimentally segregated populations of cutthroat trout and dolly varden charr. *Ecography* 15, 245-252.
- Balon, E.K. (1989). The epigenetic mechanisms of bifurcation and alternative life-history styles. *In* : Bruton, N.M. (Ed.), *Alternative life-hystory styles of animals*. pp. 467-501.
- Balon, E.K. (1986). Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. *Environmental Biology of Fishes* 16, 11-24.
- Bryan, J.E. et Larkin, P.H. (1972). Food specialization by individual trout. *Journal of Fisheries Resources Board of Canada*. 29, 1615-1624.
- Crowder, L.B. (1986). Ecological and morphological shifts in Lake Michigan fishes : glimpses of the ghost of competition past. *Environmental Biology of Fishes* 16, 147-157.
- Dill, L.M. (1983). Adaptive flexibility in foraging behavior of fishes. *Journal of Fish Biology* 40, 398-408.
- Greenwood, P.H. (1965). Environmental effects on the pharyngeal mill of a cichlid fish, *Astatoreochromis allaudi*, and their taxonomic implications. *Proceedings of the Linnaean Society of London* 176, 1-10.
- Héroux, D. (1998). Mécanismes impliqués dans le déplacement de niche alimentaire de l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, dans les lacs du plateau Laurentien. Université du Québec à Trois-Rivières. Thèse de maîtrise présentée comme exigence partielle du doctorat en science de l'environnement. 116 pp.

- Hochachka, P.W. (1987). The nature of evolution and adaptation : resolving the unity-diversity paradox. *Canadian Journal of Zoology* 66, 1146-1152.
- Holopainen, I.J., Aho, J., Vornanen, M., Huuskonen, H. (1997). Phenotypic plasticity and predator effects on morphology and physiology of crucian carp in nature and in the laboratory. *Journal of Fish Biology* 50, 781-798.
- Lacasse, S. et Magnan, P. (1992). Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentien Shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 1001-1009.
- Levins, R. et Lewontin, R.C. (1985). *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Cambridge. 303 pp.
- Lu, G. et Bernatchez, L. (1999). Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*) : support for the ecological speciation hypothesis. *Evolution* 53, 1491-1505.
- Magnan, P. (1988). Interactions between Brook Charr, *Salvelinus fontinalis*, and non salmonid species: Ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 999-1009.
- Magnan, P., Rodriguez , M.A., Legendre, P., Lacasse, S. (1994). Dietary variation in a freshwater fish species : relative contribution of biotic interactions, abiotic factors, and spatial structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 2856-2865.
- Magnan, P. et FitzGerald, G.J. (1984). Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchill, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus* Mitchill. *Canadian Journal of Zoology* 62, 1548-1555.

- Magnan, P., East, P. et Boily, P. (1997). Augmentation des taux de conversion alimentaire et homogénéisation de la croissance chez l'Omble de fontaine et l'Omble chevalier produits en pisciculture. Université du Québec à Trois-Rivières. Rapport présenté à la société de recherche et de développement en aquiculture continentale(SORDAC)inc.50 pp.
- Mehner, T. (2000). Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia*- a deterministic simulation approach. *Freshwater Biology* 45, 253-263.
- Meyer, A. (1990). Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (pisces : Cichlidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 39, 279-299.
- Meyer, A. (1989). Cost of morphological specialization : feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. *Oecologia* 80, 431-436.
- Nicieza, A.G. (1995). Morphological variation between geographically disjunct populations of atlantic salmon : the effect of ontogeny and habitat shift. *Functional Ecology* 9, 448-456.
- Osenberg, C.W., Mittelbach, G.G., Wainwright, P.C. (1992). Two-stage life histories in fish : the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecology* 73, 255-267.
- Power, G. (1980). The brook charr, *Salvelinus fontinalis*, In : Balon, E.K. (ed.) Charrs : Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*, Dr. W.Junk Publisher, The hague. pp.141-203.
- Price, T. et Schluter, D. (1991). On the low heritability of life-hystory traits. *Evolution* 45(4), 853-861.

- Quinn, T.P., Graynoth, E., Wood, C.C., Foote, C.J. (1998). Genotypic and phenotypic divergence of sockeye salmon in New Zealand from their ancestral British Columbia population. *Transactions of the American Fisheries Society* 127, 517-534.
- Richard, B.A. et Wainwright, P.C. (1995). Scaling the feeding mechanism of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) : kinematics of prey capture. *The Journal of Experimental Biology* 198, 419-433.
- Ridley, M. (1997). Évolution Biologique. DeBoeck University, Paris. 719 pp.
- Schaefer, S.A. et Lauder, G.V. (1996). Testing historical hypotheses of morphological change biomechanical decoupling in loricarioid catfishes. *Evolution* 50(4), 1661-1675.
- Schluter, D. (1994). Experimental evidence that competition promote divergence in adaptive radiation. *Science* 266, 798-800.
- Schoener, T.W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review in Ecology and Systematics* 2, 369-404.
- Scott, W.B. et Crossman, E.J. (1974). Poissons d'eau douce du Canada. *Bulletins Canadiens des Sciences Halieutiques et Aquatiques*, no. 184. 1026 pp.
- Skúlason, S., Snorrason, S.S., Ota, D. et Noakes, D.L.G, Ferguson, M.M., Malmquist, H.J. (1989). Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology* 35(A), 225-232.
- Tregenza, T. et Butlin, R.K. (1999). Speciation without isolation. *Nature* 400, 311-312.
- Van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* 99, 377-390.
- Wainwright, P.C. (1996). Ecological explanation through functional morphology : the feeding biology of sunfishes. *Ecology* 77, 1336-1343.

- Wainwright, P.C. et Reilly, S.M. (1994). Ecological morphology, integrative organismal biology. The University of Chicago Press. 367 pp.
- Werner, E.E. (1977). Species packing and niche complementarity in three sunfishes. American Naturalist 111, 553-578.

ANNEXE A : Principales définitions

- Contrainte de développement** : Biais dans la production de phénotypes variants ou une limitation à la variabilité des phénotypes, causée par la structure, le caractère, la composition, ou la dynamique de l'organisme en développement (Maynard Smith et al. 1985 in Ridley 1997).
- Déplacement de caractères** : L'influence de la morphologie d'une espèce sur l'utilisation de la ressource alimentaire d'une autre, suite à une compétition pour la ressource (Schluter et McPhail 1992).
- Écomorphologie** : Étude des caractéristiques morphologiques et environnementales qui résultent d'une sélection naturelle passée (Klingenberg et Ekau 1996).
- Épistasie** : Interactions entre les gènes de deux ou plusieurs locus, de telle sorte que le phénotype de l'organisme diffère de ce qu'il serait si ces gènes jouaient des rôles indépendants (Ridley 1997).
- État phénotypique** (angl. character state) : L'expression d'un caractère dans un environnement donné à un instant donné.
- Hétérochronie** : Plasticité des changements et variations dans le temps du développement ontogénique d'un organisme (Wainwright et Reilly 1994).
- Norme de réaction** : Regroupement de phénotypes exprimés par un seul génotype le long d'un continuum environnemental (Stearns 1991).
- Plasticité phénotypique** : Capacité d'un génotype à produire plusieurs phénotypes (Wainwright and Reilly 1994).
- Pléiotropie** : Un même gène peut avoir plusieurs effets phénotypiques distincts (Ridley 1997).
- Polymorphisme** : Condition dans laquelle une population présente plus d'un allèle au locus considéré (Ridley 1997).
- Radiation adaptative** : Diversification d'une lignée en espèces différentes qui exploitent une variété de ressources et diffèrent au niveau de critères morphologiques et physiologiques qui sont impliqués dans l'exploitation de cette ressource (Futuyma 1997).
- Sélection disruptive** : Résultat d'une compétition accrue pour la ressource, sous l'influence évolutive qu'exerce une espèce sur l'exploitation de la ressource d'une espèce similaire et qui mène à l'isolement reproducteur par une sélection contre les phénotypes intermédiaires (Schluter 1988).